

ZEITSCHRIFT FÜR WISSENSCHAFTLICHE BIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

F. BALTZER-BERN, W. BENECKE-MÜNSTER, A. BENNINGHOFF-KIEL, A. BETHE-FRANKFURT A. M.,
 P. BUCHNER-BRESLAU, W. VON BUDDENBROCK-KIEL, C. ELZE-ROSTOCK, A. ERNST-ZÜRICH,
 A. FISCHEL-WIEN, K. VON FRISCH-MÜNCHEN, R. GOLDSCHMIDT-BERLIN, H. VON GUTTENBERG-
 ROSTOCK, W. HARMS-TÜBINGEN, M. HARTMANN-BERLIN, A. HASE-BERLIN, C. HEIDER-BERLIN,
 C. HERBST-HEIDELBERG, R. VON HERTWIG-MÜNCHEN, R. HESSE-BERLIN, R. HEYMONS-BERLIN,
 H. JORDAN-UTRECHT, E. KALLIUS-HEIDELBERG, A. KÜHN-GÖTTINGEN, K. LINSBAUER-GRAZ,
 H. LOHMANN-HAMBURG, W. VON MÖLLENDORFF-FREIBURG I. BR., K. PETER-GREIFSWALD,
 H. PETERSEN-WÜRZBURG, E. PRINGSHEIM-PRAG, L. RHUMBLER-HANN. MÜNCHEN, B. ROMEIS-
 MÜNCHEN, W. RÜHLAND-LEIPZIG, P. SCHULZE-ROSTOCK, J. SEILER-MÜNCHEN, H. SPEMANN-
 FREIBURG, A. STEUER-INNSBRUCK, PH. STÖHR-BONN, G. TISCHLER-KIEL, J. VON UEXKÜLL-
 HAMBURG, O. VOGT-BERLIN, W. VOGT-ZÜRICH, F. WASSERMANN-MÜNCHEN, F. VON WETT-
 STEIN-MÜNCHEN, H. WINKLER-HAMBURG, H. WINTERSTEIN-BRESLAU, R. WOLTERECK-LEIPZIG

ABTEILUNG A

ZEITSCHRIFT

FÜR

MORPHOLOGIE UND ÖKOLOGIE
DER TIERE

REDIGIERT VON

P. BUCHNER UND P. SCHULZE

BRESLAU

ROSTOCK

28. BAND, 1. HEFT

MIT 43 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 14. DEZEMBER 1933)



BERLIN

VERLAG VON JULIUS SPRINGER

1933

Z. Morph. u.
Ökol. Tiere

Preis RM 16.60

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere

steht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der im Titel genannten Arbeitsrichtungen offen.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos, in einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Das Honorar beträgt M. 20.— für den 16seitigen Druckbogen.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichten der Autor sich verpflichtet.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten bei einem Umfang von nicht mehr als 24 Druckseiten 50, von größeren 30 Sonderdrucke unentgeltlich. Weitere 50 bzw. 30 Exemplare werden, falls bei Rücksendung der 1. Korrektur bestellt, zu den bisherigen billigen Preisen geliefert. Darüber hinaus gewünschte Exemplare müssen zum gleichen Preise berechnet werden, den die Arbeit im Heft kostet, da die umfangreiche Versendung von Sonderdrucken den Absatz der Zeitschrift schädigt.

Es ist dringend erwünscht, daß alle Manuskripte in deutlich lesbarer Schrift, am besten Schreibmaschinenschrift (mit mindestens 3 cm breitem freien Rand) eingeleistet werden. Die Manuskripte müssen wirklich druckfertig eingeleistet werden; bei der Korrektur sollen im allgemeinen nur Druckfehler verbessert und höchstens einzelne Worte verändert werden.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. P. Buchner, Breslau 9, Zoologisches Institut der Univ., Sternstr. 21 oder an

Professor Dr. P. Schulze, Rostock, Zoologisches Institut.

Die Herausgeber

Buchner Schulze

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Sammel-Nr. B 1, Kurfürst 8111. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin.

Reichsbank-Giro-Konto und Deutsche Bank, Berlin, Dep.-Kasse C.

28. Band

Inhaltsverzeichnis.

1. Heft

Seite

STEINIGER, FRITZ, Katalepsie und visuelle Anpassung bei Phyllium. Mit 19 Textabbildungen	1
v. KOLOSVÁRY, G., Beiträge zur Faunistik und Ökologie der Tierwelt der ungarländischen Junipereten. Mit 8 Textabbildungen	52
MANIGK, WOLFGANG, Der Trigemino-Facialiskomplex und die Innervation der Kopfseitenorgane der Elritze (<i>Phoxinus laevis</i>). Mit 16 Textabbildungen	64

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

Sieben erschien:

Physik für Jedermann mit besonderer Berücksichtigung der modernen technischen Anwendungen. Von **Arthur Haas**, Dr. phil., Professor für Physik an der Universität Wien. (Band 20 der „Verständlichen Wissenschaft“.) Mit 76 Abbildungen. X, 274 Seiten. 1933. Gebunden RM 6.80

Das Interesse weitester Kreise an der Physik war vielleicht noch nie so lebhaft wie in der Gegenwart. Jahr für Jahr erfolgen physikalische Entdeckungen, die neues Licht auf Fragen werfen, die seit den frühesten Zeiten nicht nur den Fachmann, sondern jeden tiefer denkenden Laien beschäftigt haben; und von Jahr zu Jahr erweitert sich der Bereich der in das Alltagsleben eines jeden eingreifenden technisch-physikalischen Erfindungen, durch die die Physik zu der eigentlichen Beherrscherin der modernen Zivilisation wird. Über die wichtigsten Entdeckungen, Anschauungen und Anwendungen auf den Gebieten des Lichtes, der Elektrizität, der Wärme und der Materie bringt das Büchlein von Haas einen trotz der Kürze möglichst vollständigen, gemeinverständlichen und leicht lesbaren, durch zahlreiche Abbildungen ergänzten Überblick.

(Aus der Abteilung für Vererbungswissenschaft des Zoologischen Instituts
Greifswald.)

KATALEPSIE UND VISUELLE ANPASSUNG BEI PHYLLIUM.

Von
FRITZ STEINIGER.

Mit 19 Textabbildungen.

(Eingegangen am 4. September 1933.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Einleitung	1
2. Technisches	5
3. Allgemeine Übersicht über die kataleptischen Erscheinungen bei <i>Phyllium</i>	6
4. Mechanische Reize	10
5. Optische Reize	12
6. Lichtwirkung	15
7. Licht und Flug	18
8. Katalepsie und Temperatur	20
9. Katalepsie und Alter	26
10. Ökologische Bedeutung der Katalepsie	27
11. Katalepsie bei anderen Insektenarten	28
12. Die Schutzstellung	29
13. Die Schaukelbewegung bei <i>Phyllium</i> und anderen Insekten.	31
14. Die Abdomeneinkrümmung bei Phasmiden und anderen Insekten	41
15. Allgemeines	44
16. Zusammenfassung	48
17. Literaturverzeichnis	50

1. Einleitung.

Phyllium, das „wandelnde Blatt“, spielt in der Geschichte der Zoologie eine besondere Rolle: Seit Beginn der deszendenztheoretischen Forschung bis in die heutige Zeit ist dieses eigenartige Insekt wegen seiner auffallenden Ähnlichkeit mit einem Blatt zu theoretischen Erwägungen herangezogen worden, und zwar bei Diskussionen der verschiedensten Art und verschiedensten Richtung. So zunächst beim Lamarckismus-Selektionismus-Problem, dann in neuerer Zeit bei naturphilosophischen Betrachtungen über die Psychoide (BLEULER) oder als Beispiel für eine Naturerscheinung, von deren genetischer Erklärung wir unbedingt resignierend absehen, die wir zu den unlösbaren Naturrätseln stellen müssen (WOLTERECK). Allen diesen Erörterungen ist gemeinsam — sozusagen als Ausgangspunkt —, daß *Phyllium* sowohl in seiner Körperform

wie in seinem Verhalten einem Blatt aufs täuschendste ähnlich sieht, und daß wir hier ein Musterbeispiel tierischer Schutzanpassung vor uns haben.

Trotzdem ist es keineswegs überflüssig, auf diese Ähnlichkeit erneut hinzuweisen. Denn bei der Kritik, der die Lehre von den Schutzanpassungen in den letzten Jahrzehnten unterzogen wurde — ich denke hier besonders an die Arbeiten von HEIKERTINGER —, ist die Auffassung vertreten worden, daß wir kaum berechtigt sein dürften, überhaupt von Schutzanpassung, von täuschender Ähnlichkeit, Mimikry usw., zu sprechen, und daß es sich hier um vage und der tatsächlichen Grundlagen größtenteils entbehrende Hypothesen handle.

Nun sind gerade in jüngster Zeit starke Einwände gegen die Art dieser Kritik geltend gemacht worden (BRÜEL, SÜFFERT) durch den Hinweis darauf, daß es sich bei den uns vorliegenden Anpassungen („Anpassung“ hier in rein beschreibendem Sinne, ohne dabei an ihren Nutzen oder ihre Entstehung zu denken) doch keineswegs um Annahmen, sondern um *tatsächliche Naturerscheinungen* handelt, und daß wir, wenn sich auch diese oder jene Erklärung der Entstehung dieser Erscheinungen, diese oder jene Annahme eines Nutzens für ihren Träger als unzutreffend erweist, doch keineswegs die Tatsache selbst als nicht vorhanden bezeichnen können.

Vielmehr bedarf die Frage nach dem Vorhandensein einer Anpassung und die nach deren Nutzen oder nach deren Entstehung einer gesonderten Behandlung. Während man bei Fragen der letztgenannten Art, wenigstens zum Teil, logisch theoretische Erwägungen zur Klärung heranziehen muß, läßt sich das Vorhandensein einer Anpassung, lediglich als solches, rein sachlich, durch Zusammenstellung des Tatsachenmaterials darlegen.

Die Frage nach dem Vorhandensein einer Anpassung also — soweit es die von SÜFFERT so genannte *visuelle Anpassung* angeht, die allein ja bei *Phyllium* zur Diskussion steht — muß man hier durchaus bejahen. Jeder, der *Phyllium* hält oder auch nur einige Zeit auf seiner Futterpflanze beobachtet, kann sich leicht von dieser Tatsache überzeugen. Es ist einmal sehr schwer, ein auf Blättern sitzendes Tier zu entdecken, andererseits ist auch sehr leicht die Möglichkeit gegeben, ein auf einem andersartigen Untergrund befindliches *Phyllium*, auch wenn seine Farbe und Form durchaus auffällt, bei oberflächlichem Hinsehen mit einem Blatt zu verwechseln. Ja, von Interesse war für mich in diesem Zusammenhang die wiederholte Beobachtung, die übrigens auch von anderer Seite gemacht worden ist, daß bei biologisch wenig oder gar nicht vorgebildeten Laien der *Eindruck des Blattes den des Insektes überwiegt*. Dies nicht nur beim bewegungslos dasitzenden Tier, sondern auch dann, wenn es sich in lebhafter Bewegung befindet. Die paradoxe Annahme, daß hier ein pflanzlicher Organismus eine regelrechte Ortsbewegung ausführe, bereitet also weniger Schwierigkeit als das richtige Ansprechen dieses Wesens als Insekt oder überhaupt als Tier.

So wurde z. B. ein sich bewegendes *Phyllium* für ein eigens für diese Bewegung experimentell hergerichteter Blatt gehalten, obwohl ich ausdrücklich darauf hinwies, daß es sich um kein Blatt, sondern um ein Insekt handelte. Interessant war für mich auch die Aussage eines Gärtners, also eines Mannes, der täglich mit Pflanzen umgeht, der mir sagte, er habe immer davon gehört, daß es Übergänge zwischen Pflanze und Tier geben solle, er habe das aber nie recht glauben können. Jetzt aber, seit er die wandelnden Blätter gesehen habe, sei auch ihm dies zur Überzeugung geworden.

Es wäre durchaus denkbar, daß Tiere, z. B. *Anthropoiden*, deren psychische Fähigkeiten denen von 2—3 Jahre alten Kindern ungefähr gleichkommen, in einem *Phyllium* ebenfalls eher ein Blatt als ein Insekt sehen würden, ein Umstand, der schon ökologisch von Bedeutung sein könnte. Wieviel mehr könnte dies noch bei Tieren von weniger hoher psychischer Entwicklung der Fall sein! Doch wir wollen uns zunächst nur an die Tatsachen halten. Wir stellen also fest: *Phyllium* ist beim Aufenthalt auf Pflanzen seiner Umgebung sehr gut angepaßt, nämlich einem Blatt täuschend ähnlich.

Worauf beruht nun die außerordentlich hohe Ähnlichkeit von *Phyllium* mit einem Blatt? Zunächst auf morphologischen Charakteren: Der Verbreiterung des Abdomens, den lappigen Anhängen der Femora und Tibien, dann auch darauf, daß — dies gilt nur für das erwachsene Weibchen — die Flügeladern genau so von der Mitte, hier also von den Innenrändern der Flügel, nach außen divergieren, wie dies bei den Blattrippen eines Laubblattes der Fall ist. Dazu kommt dann noch die grüne Farbe des Tieres.

Diese morphologische Ähnlichkeit erhält nun ihre Ergänzung darin, daß auch das Verhalten des Tieres dem eines Pflanzenteiles in hohem Grade ähnlich ist. Damit treten wir in die Betrachtung der kataleptischen Erscheinungen bei *Phyllium* ein. Die Katalepsie wird für die Blattähnlichkeit in folgenden Punkten wichtig: Einmal bewirkt sie langdauernde Bewegungslosigkeit des Tieres, ferner bewirkt sie auch, wenigstens zuweilen, daß das Insekt eine starke Reizunempfindlichkeit zeigt, daher auf Reize hin, die es sonst zur Flucht veranlassen würden, nicht zur Bewegung übergeht. Und schließlich ist mit der Katalepsie zuweilen eine *besondere Haltung der Extremitäten* verbunden, in der diese eng an den Körper gelegt bzw. nach vorne gestreckt werden, so daß die Verbreiterungen des Körpers und der Beine eine optisch einheitliche Fläche bilden, wodurch eine besonders hohe Ähnlichkeit mit der in sich geschlossenen Fläche eines Blattes erreicht wird.

Es soll im folgenden eine möglichst ins einzelne gehende Analyse dieser mimetischen Erscheinungen bei *Phyllium* durchgeführt werden, und zwar in erster Linie derjenigen, die in das Gebiet der Physiologie gehören, während die morphologischen, die rein als solche ja hinreichend bekannt sind, nur im Zusammenhang mit den physiologischen behandelt werden sollen. Es soll dann auf Grund dieser Analyse und durch Ver-

gleiche mit anderen Insektenarten, bei denen ähnliche Erscheinungen auftreten, versucht werden, die Entstehung der so augenfälligen visuellen Anpassung von *Phyllium* verständlich zu machen.

Diese Abhandlung schließt sich zum Teil einer Arbeit über die Erscheinungen der Katalepsie bei Stabheuschrecken und Wasserläufern an¹. Die Untersuchungsmethoden sind vielfach dieselben, ebenso liegt dieselbe übergeordnete Fragestellung zugrunde: Die Frage nach der Entstehung tierischer Schutzanpassungen. Ich werde daher, um Wiederholungen zu vermeiden, Gedankengänge, die in der genannten Arbeit näher durchgeführt worden sind, nur, so weit nötig, kurz streifen und mich verschiedentlich auf einen Hinweis beschränken.

Die *Begriffe*, die bei der Behandlung kataleptischer und ähnlicher Erscheinungen verwendet werden, sind in der Literatur ebenso zahlreich wie im einzelnen noch in der Auffassung verschiedenartig. Auf diesen Umstand hat HASE (12) besonders hingewiesen. Es ist daher angebracht, bevor man eine Abhandlung über derartige Erscheinungen beginnt, genau darzulegen, welche Begriffe man verwenden und welche Bedeutung man diesen zugrunde legen will.

Ich habe in meiner Abhandlung über Stabheuschrecken und Wasserläufer bereits einiges über die dem Begriff „*Katalepsie*“ übergeordneten Begriffe (Akinese, tierische Hypnose) gesagt, möchte also hier nur darauf verweisen. Für den Begriff der Katalepsie selbst sei kurz das Wesentlichste rekapituliert:

Um für eine Diskussion einen einheitlichen Begriff zur Verfügung zu haben, halte ich es für das beste, der historischen Entwicklung folgend als Normalfall die Katalepsie von *Carausius morosus* anzusehen, an dem ja zuerst derartige, heute schon für viele Insekten bekannte Erscheinungen von P. SCHMIDT (1913) entdeckt und begrifflich definiert wurden. Die Katalepsie umfaßt nach seiner Definition folgenden Erscheinungskomplex: Bewegungslosigkeit mit herabgesetzter oder gänzlich fehlender Reizirregbarkeit, etwas heraufgesetzter Muskeltonus und *Flexibilitas cerea* (wächserne Biegsamkeit).

Nun hat sich gezeigt, daß bei anderen Insekten — so auch bei *Phyllium* — diese Symptome der Katalepsie nicht stets zusammen sich einstellen, sondern daß manchmal *nur ein Teil* von ihnen vorhanden ist. Man könnte also von einer Katalepsie im strengen Sinne der Definition P. SCHMIDTS nicht sprechen. Andererseits liegt diese Bezeichnung wieder sehr nahe, da die hier beobachteten Erscheinungen auch beim Vorhandensein nur eines Teiles der Symptome dem Normalfall *Carausius* sehr ähnlich und vermutlich auch homolog sind. Da nun, wie mir auch aus von anderer Seite unternommenen, zur Zeit noch nicht veröffentlichten Untersuchungen unseres Greifwalder Arbeitskreises bekannt ist, die kataleptischen Erscheinungen oft hinsichtlich eines Teiles der Symptome bei einzelnen Insektenarten voneinander abweichen, so wäre man also gezwungen,

¹ Z. Morph. u. Ökol. Tiere 26.

den Begriff der Katalepsie für jede Insektenart gesondert zu definieren. Das würde natürlich eine Diskussion dieser Erscheinungen unnötig erschweren, und es sei daher vorgeschlagen, an dem Begriff der Katalepsie, so, wie er von P. SCHMIDT für *Carausius* definiert ist, und wie ich ihn in meiner Abhandlung über *Carausius* beibehalten habe, ein für allemal festzuhalten, andere derartige Erscheinungen dagegen, die, wie gesagt, nur einen Teil der bei diesem Normalfall vorhandenen Symptome zeigen, dementsprechend als „*symptomatisch partielle Katalepsie*“ zu bezeichnen. Daß es sich hier hinsichtlich der Symptome um eine Teilerscheinung handelt, muß deshalb hervorgehoben werden, da ja auch die Katalepsie insofern „partiell“ sein kann, als sie sich, zwar in den Symptomen vollständig, nur auf bestimmte Bezirke des Körpers erstreckt. Etwas Derartiges tritt z. B. dann ein, wenn man einem *Carausius* das Bauchmark durchschneidet, und der hinter der Durchschneidungsstelle gelegene Körperteil nicht mehr in Katalepsie verfallen kann. Diese partielle Katalepsie soll im Gegensatz zu der vorhin definierten als „*lokal partiell*“ bezeichnet werden.

Die Begriffsfassung für eine Erscheinung, über die noch verhältnismäßig wenig Untersuchungen vorliegen, bleibt natürlich etwas Willkürliches, und es ist sehr leicht möglich, daß sie bei vermehrter Kenntnis der Tatsachen durch eine bessere ersetzt werden muß. Jedenfalls glaube ich, in der dargelegten Form den Beziehungen, die zwischen den einzelnen kataleptischen Erscheinungen bestehen, am besten gerecht zu werden.

2. Technisches.

Die von mir untersuchten wandelnden Blätter gehörten der Art *Phyllium biculatum* GRAY an. Die Tiere stammten aus der Zucht des Berliner Aquariums und wurden mir von Herrn Oberinspektor SEITZ in freundlicher Weise überlassen, dem ich an dieser Stelle meinen Dank ausspreche.

Als Futter gab ich den Tieren Sommereiche, die gern gefressen wurde. Die Tiere fraßen sogar vertrocknete Blätter und solche mit starkem Mehлтаubefall, was ihnen anscheinend nicht schadete. Fütterungsversuche mit Kakaoblättern und solchen von *Quercus ilex* hatten, auch wenn die Tiere sehr hungrig waren, keinen Erfolg¹.

Die Temperatur des Aufenthaltsraumes der Tiere mußte über 20° C gehalten werden, da sie bei längerem Verweilen unter niedrigerer Temperatur eingehen, worüber noch einiges im Zusammenhang mit Temperaturversuchen gesagt werden soll.

Doch war die Sterblichkeit der Tiere auch unter Beachtung aller Vorsichtsmaßregeln eine verhältnismäßig hohe. Besonders scheinen einige pathologische Erscheinungen in Zusammenhang mit der Häutung zu stehen².

¹ Kakao wie *Quercus ilex* sind nach Angaben mir bekannter Züchter mit gutem Erfolg als Futter verwendet worden.

² Eine bevorstehende Häutung erkennt man daran, daß die grasgrüne Farbe der Tiere etwas ins Olivgrüne übergeht, und die sonst papierdünnen Abdominalverbräuerungen sich beim Betasten weich anfühlen, mit Flüssigkeit gefüllt sind. Normalerweise tritt dann in wenigen Tagen die Häutung ein. In mehreren Fällen beobachtete ich nun diese Symptome an zur Häutung reifen Tieren, doch unterblieb die Häutung, und die Tiere gingen nach mehreren Tagen ein.

Ich führte meine Untersuchungen in der Abteilung für Vererbungswissenschaft des zoologischen Instituts Greifswald aus, zum Teil auch im Aquarium des Berliner zoologischen Gartens. Herrn Prof. JUST, danke ich für die Anleitung zu meinen Versuchen und Beobachtungen, wie für sein Interesse und die ständige Unterstützung meiner Arbeit. Auch danke ich Herrn Prof. MATTHES, dem Direktor des Greifswalder zoologischen Instituts, für die Überlassung eines Arbeitsplatzes. Ebenso bin ich Herrn Direktor HEINROTH zu großem Dank verpflichtet, daß er mir den wissenschaftlichen Arbeitsraum des Berliner Aquariums sowie die für meine Untersuchungen nötigen Versuchstiere zur Verfügung stellte und meine Arbeit in jeder Weise unterstützte.

3. Allgemeine Übersicht über die kataleptischen Erscheinungen bei *Phyllium*.

Eine allgemeine Übersicht über die kataleptischen Erscheinungen bei *Phyllium* habe ich bereits im Zusammenhang mit Untersuchungen an *Carausius* (25, S. 694 f.) gegeben. *Phyllium* unterscheidet sich von *Carausius* wesentlich dadurch, daß bei ihm



Abb. 1. *Phyllium bioculatum* ♀ in kataleptischer Schutzstellung (wenig verkleinert).



Abb. 2. *Phyllium bioculatum* ♂ in Schutzstellung (natürliche Größe).

in der Mehrzahl der Fälle nur einige der Katalepsiesymptome zu beobachten sind, mit anderen Worten, *partielle Katalepsie* auftritt. So findet sich *Flexibilitas cerea* ohne Bewegungslosigkeit, sonst vollständige Katalepsie ohne Ausfall der Reaktionsbereitschaft auf optische Reize, ferner langes Verharren der Tiere in völliger Bewegungslosigkeit ohne *Flexibilitas cerea* und Analgesie. Derartig symptomatisch partielle

Katalepsieerscheinungen sind bei *Phyllium* weitaus häufiger als totale Katalepsie.

Auch eine *Schutzstellung* ist bei *Phyllium* zu beobachten, doch ist diese der wahrscheinlich homologen Stellung bei *Carausius* nicht völlig gleich. Einmal ist die Haltung der Mittel- und Hinterbeine eine andere, diese werden nicht, wie bei *Carausius*, geradegestreckt an den Körper gelegt, sondern im Kniegelenk eingeknickt, wenn nicht das Festhalten an der Unterlage eine andere Stellung erfordert. Ferner ist auch beim Männchen von *Phyllium* die Haltung der Fühler eine andere als bei den untersuchten *Carausius*-Weibchen oder den Männchen und Weibchen von *Diapheromera femorata*. Sie werden nämlich nicht wie bei den genannten Formen mit den Vorderbeinen zusammen nach vorne gestreckt, sondern nach rückwärts auf den Körper gelegt, dem sie meist eng anliegen. Nur wenn das Tier mit abwärts gerichteter Rückenseite sich an der Unterseite eines Gegenstandes festhält, hängen sie ihrer Schwere folgend etwas herab, wie dies Abb. 2 zeigt.

Bei den männlichen Larven, auch bei denen des letzten Stadiums, werden die Fühler jedoch ebenso wie bei den Weibchen stets nach vorne gestreckt (Abb. 3).

Diese Schutzstellung ist nun nicht wie bei *Carausius* stets mit Katalepsie des Tieres verbunden, sondern sie tritt manchmal ohne herabgesetzte Reizerregbarkeit oder ohne *Flexibilitas cerea* auf, so daß sie hier keineswegs als ein Kriterium für das Vorhandensein von Katalepsie aufgefaßt werden kann. Allerdings beobachtet man diese Stellung am häufigsten bei kataleptischen oder partiell kataleptischen Tieren, doch besteht nicht eine derartig feste Beziehung zwischen ihr und der Katalepsie wie bei *Carausius*.

Einen total oder partiell kataleptischen Zustand kann man bei *Phyllium* dadurch auslösen, daß man das Tier an der Abdomenverbreiterung einer Seite ergreift und aufhebt. Meist tritt partielle Katalepsie ein: Das Tier zeigt herabgesetzte Erregbarkeit gegenüber mechanischen Reizen, meist auch *Flexibilitas cerea* der Beine, reibt aber die Innenseiten der Fühler in kurzen Zeitabständen aneinander, so daß ein eben hörbares, knirschendes Geräusch entsteht.

Dieses Aneinanderreiben der Fühler habe ich nur bei Larven und weiblichen Imagines beobachtet, bei erwachsenen Männchen nie. Es mag sein, daß diese Bewegung hier deshalb fortfällt, weil anatomisch die Möglichkeit dazu nicht besteht. Auch irgendwelche anderen Fühlerbewegungen habe ich bei Männchen, die auf die eben genannte Weise in Katalepsie versetzt wurden, nie beobachten können.

Bei Männchen im Imaginalstadium gelingt dieser Versuch überhaupt viel seltener als bei erwachsenen Weibchen und Larven, denn bei ihrer größeren Beweglichkeit versuchen sie oft, mit den Beinen die Pinzette, mit der sie an der Abdominalverbreiterung festgehalten werden, zu erfassen und sich so zu befreien. In anderen Fällen geraten sie bei diesem Experiment in Flugstimmung, wovon noch später die Rede sein soll.

In einem geringeren Teil der Fälle ist bei dieser Versuchstechnik die Katalepsie eine *totale*. Dabei wird denn auch gar nicht selten die *Schutzstellung* angenommen oder wenigstens angedeutet (Abb. 4). Man kann das Tier dann oft in beliebige Stellung bringen und in dieser niederlegen, ohne daß es erwacht. Das Annehmen der Schutzstellung bei Pinzetten-erfassung an einer Abdominalverbreiterung erfolgte in einer Versuchsreihe, bei der 64 Tiere je einmal dem Versuch unterzogen wurden, in 10 Fällen (26° C, früher Nachmittag, Dezember). Doch gehörten die Versuchs-



Abb. 3. *Phyllium bioculatum* ♂ im letzten Larvenstadium, in Katalepsie an einer Glas-scheibe sitzend (ungefähr natürliche Größe).



Abb. 4. *Phyllium*larve in durch Pinzetten-erfassung ausgelöster Katalepsie (natürliche Größe).

tiere zu einer Population, die zur Zeit der Untersuchung allgemein eine besonders starke Neigung zu kataleptischem Verhalten zeigte.

Überhaupt wird eine Untersuchung der kataleptischen Erscheinungen bei *Phyllium* besonders dadurch erschwert, daß hier außerordentlich *starke individuelle Verschiedenheiten* vorkommen. Es gibt Tiere, bei denen kataleptische Erscheinungen so gut wie gar nicht zu beobachten sind, und andere, bei denen die Katalepsie oft den Grad erreicht, wie wir ihn von *Carausius* kennen. Während bei manchen Tieren stets ein leichter Reiz genügt, um sie zur Bewegung zu veranlassen, sind andere, die eine besonders starke Neigung zur Katalepsie zeigen, zuweilen nicht durch die heftigsten mechanischen Reize aus dieser zu erwecken, d. h. wenn man nicht gerade einen Reiz auf sie ausübt, der zur Aufhebung der Katalepsie spezifisch geeignet ist, wie Zug an einer Extremität oder Anblasen. Dieser starken individuellen Verschiedenheit ist wohl auch die Angabe GRIMPES zuzuschreiben, daß sich *Phyllium* nicht in die abenteuerlichen



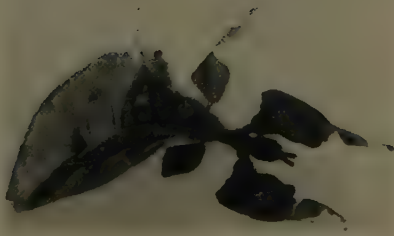
a



c



b



d



e

Abb. 5. *Phyllium bioculatum*. Dem kataleptischen Tier künstlich gegebene Stellungen.

und sonderbaren Stellungen bringen lasse, wie sie SCHMIDT für *Carausius* beschreibt und abbildet. Unter GRIMPEs Versuchstieren befanden sich wahrscheinlich keine solchen mit ausgesprochener Neigung zur Katalepsie. Mir gelang es jedenfalls — und das ist unter einer größeren Anzahl von Tieren bei einigen meiner Erfahrung nach immer möglich — ebenso gut wie bei *Carausius* einzelne Tiere in die sonderbarsten Stellungen zu bringen. Ich kann dies durch einige Aufnahmen belegen: Abb. 5a—e.

Manche dieser künstlich gegebenen Stellungen muten noch sonderbarer an, als die durch P. SCHMIDT bekannten, so besonders die „kataleptische Brücke“ auf flachem Boden. Auch gelingt es gar nicht allzu selten, ein Tier in künstliche Kopfstellung (Abb. 5b) zu bringen, die mitunter längere Zeit beibehalten wird (das von mir beobachtete Maximum betrug 48 Min.).

Doch sind — dies sei besonders betont — derartige Experimente nur bei einem geringen Teil der Tiere möglich, während die meisten schon auf weit schwächere Reize hin beweglich werden.

Über zwei weitere physiologische Eigentümlichkeiten von *Phyllium*, eine Schaukelbewegung, die das Tier, in beweglichem Zustande sowohl während der Ortsbewegung wie auf der Stelle ausführt, und eine nach dorsal gerichtete Einkrümmung des Abdomens, habe ich unter Berücksichtigung der darüber vorhandenen Literatur in meiner *Carausius*-Arbeit (25) einige allgemeine Angaben gemacht. Nähere Einzelheiten über diese beiden Erscheinungen, ihre Beziehungen zur Katalepsie und ihre ökologische Bedeutung sollen in zwei besonderen Kapiteln besprochen werden.

4. Mechanische Reize.

Wie gesagt ist die Herabsetzung der Empfindlichkeit gegenüber mechanischen Reizen beim kataleptischen *Phyllium* meist lange nicht so stark, wie wir dies für den kataleptischen *Carausius* kennen. Ein leiser Anstoß genügt in den meisten Fällen, das Tier zur Ortsbewegung oder zum Schaukeln zu veranlassen. Andererseits gelingt es auch nur selten, ein wandelndes Blatt durch mechanische Reize, die sich bei *Carausius* zur Auslösung der Katalepsie gut eignen, in diesen Zustand zu versetzen. So führt ein *Hinwerfen* des beweglichen Tieres mit abwärts gerichteter Dorsalseite nur äußerst selten zum Ziel, so selten, daß man bei den vereinzelt eintretenden Versuchserfolgen schon im Zweifel sein kann, ob überhaupt der hier ausgeübte mechanische Reiz die Katalepsie auslöste, oder irgendein anderer Außenumstand bzw. innere Disposition des Tieres. Auch ein *Aufdenrückenlegen* des Versuchstieres und *Unterdrückung des Umdrehreflexes* führt nur ganz selten zu einer totalen Katalepsie. Vielmehr tritt nach einiger Zeit eine Akinese ein, welche an die durch SZYMANSKI bekannte Hypnose der Küchenschabe erinnert: Der Tonus der Muskulatur ist nicht merklich gegenüber dem normalen Ruhezustand heraufgesetzt, das Tier reagiert auf den leisesten mechanischen Reiz, oft sogar noch auf optische Reize, so daß man hier höchstens von einer partiellen Katalepsie sprechen kann.

Während GRIMPE einen *Kannibalismus* bei *Phyllium bioculatum* gänzlich in Abrede stellt, habe ich bei meinen Versuchstieren verschiedentlich gegenseitige Verstümmelung beobachten können. Freilich lange nicht in dem Maße wie bei *Carausius*, es handelt sich vielmehr nur um ein Anfressen der Elytren und der seitlichen Verbreiterungen des Abdomens, was die Lebensfähigkeit des betreffenden Tieres nicht wesentlich beeinträchtigt. Daß der Kannibalismus bei *Phyllium* lange nicht so stark

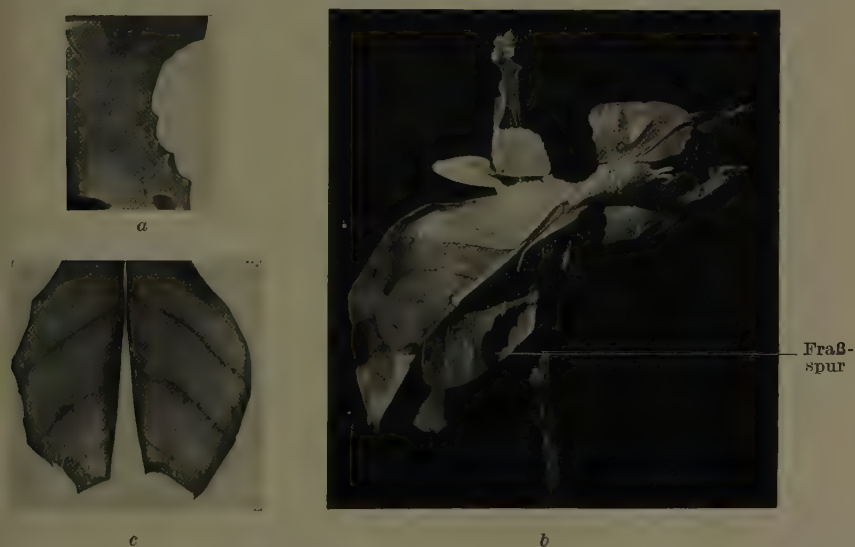


Abb. 6. Fraßspuren von *Phyllium*, a an einem Eichenblatt, b und c an den Flügeln seiner Artgenossen (etwas verkleinert).

auftritt wie bei *Carausius*, liegt, wie sich bei meinen Beobachtungen erkennen ließ, nur an der weit geringeren Reizunempfindlichkeit der bewegungslosen *Phyllien*. Denn nach den ersten Bissen in die Abdominalverbreiterungen erwacht das gebissene Tier stets und entfernt sich, so daß immer nur kleine Verletzungen entstehen können, der Kannibalismus meist über einen Versuch nicht hinauskommt.

Nur an den Elytren scheinen die erwachsenen Weibchen sehr unempfindlich zu sein, jedenfalls konnte ich beobachten, daß einem selbst an einem Eichenblatt fressenden Tier zugleich von einem anderen ein recht beträchtliches Stück aus der rechten Flügeldecke herausgefressen wurde, ohne daß es darauf irgendwie reagierte. Bei Tieren, die schon längere Zeit seit der Häutung zur Imago hinter sich haben, zeigen sich denn auch meistens erhebliche Fraßspuren an den Flügeln. Auch glaube ich, daß „Nekrosen“, die nach GRIMPE als Folge von Wassermangel am Rande des Hinterleibes, an den Flügeln und den Beinverbreiterungen von *Phyllium* auftreten sollen, wohl ebenfalls als Fraßfolgen zu deuten sind.

Dies geht wohl auch aus einem Vergleich von Fraßspuren an einem Eichenblatt und den fraglichen Erscheinungen an den Elytren der Tiere hervor, wie sie in Abb. 6a—c gegenübergestellt sind. Abb. 6a zeigt eine Fraßspur von *Phyllium* an einem Eichenblatt, Abb. 6b ein Weibchen im Imaginalstadium, dessen rechter Vorderflügel ebensolche Ausschnitte mit einer aus kleinen Halbkreisen zusammengesetzten Umrandung zeigt, die sich wohl nur als Fraßspuren deuten lassen. Da das Tier sich in einem Behälter befand, der außer ihm nur mit Artgenossen besetzt war, kann es sich hier nur um eine kannibalische Verstümmelung handeln. Auch hatten die Fraßstellen bei dem oben erwähnten Fall von direkt beobachtetem Kannibalismus genau das gleiche Aussehen. Abb. 6c zeigt die Vorderflügel eines natürlichen Todes gestorbenen Weibchens, an denen sich zeigt, wie weit derartige kannibalische Verstümmelungen gehen können.

Es ist nicht nötig, zur Erklärung dieses kannibalischen Verhaltens etwa anzunehmen, daß die Tiere sich wegen ihrer hohen Blattähnlichkeit gegenseitig für Blätter halten und als solche fressen¹. Vielmehr zeigen die wandelnden Blätter überhaupt eine starke Neigung, eigene Körperteile oder solche der Artgenossen zu fressen. So werden die leeren Larvenhäute fast regelmäßig gefressen, und zwar meistens von dem daraus ausgeschlüpften Tier, kurz nach der Häutung. Ebenso fressen die Tiere die autotomierten Beine an, eine Beobachtung, die ich auch bei *Carausius* verschiedentlich machen konnte.

Die *Copula* ist zuerst von GRIMPE richtig beschrieben und abgebildet worden. Das Männchen hält sich dabei an den Elytren des Weibchens fest und biegt sein Abdomen nach ventral um das des Weibchens herum. GRIMPE fand dabei das Weibchen stets in bewegungslosem Zustand, doch möchte ich hinzufügen, daß ich mehrfach beobachten konnte, wie das Weibchen während der *Copula* einige Zeit Schaukelbewegungen oder eine kurze Ortsbewegung ausführte. Das Männchen wurde dabei passiv mitbewegt. Eine Ortsbewegung während der *Copula* sah ich auch bei *Diapheromera femorata*. Doch beteiligte sich hier auch das Männchen aktiv an der Bewegung.

5. Optische Reize.

Optische Reize spielen bei *Phyllium* eine weit größere Rolle als bei *Carausius*. Denn während ich bei jenem nur eine Perzeption von Hell und Dunkel feststellen konnte, die selbst nach Ausschalten der Augen durch den Hautlichtsinn möglich war, zeigt *Phyllium* oft sehr deutliche und gerichtete Reaktionen auf optische Reize. Wenn man einen Gegenstand etwa 5 cm über dem Kopf des Tieres bewegt, so führt es nach

¹ PLATE (21) teilt mit: „Nach dem früheren verdienstvollen Entomologen des botanischen Gartens in Paradeniya, E. GREEN soll die Mimikry so weit gehen, daß die Tiere sich gegenseitig für Blätter halten und anfressen.“ PLATE selbst konnte den Kannibalismus direkt nicht beobachten, hält aber auch die Defekte an den Flügeln für Fraßspuren.

dieser Reizquelle hin mit den Vorderbeinen lebhafte Suchbewegungen aus (Abb. 7). Bei einem in Bewegung befindlichen Tier tritt diese Reaktion so gut wie stets ein. Aber auch ruhig dasitzende Tiere und solche, bei denen sich *Flexibilitas cerea* feststellen läßt, ja, sogar Tiere in ausgesprochener Schutzstellung beginnen auf optische Reize hin zuweilen mit dieser Suchbewegung der Vorderbeine.

Daß es sich um eine Reaktion auf optische Reize handelt, ließ sich durch Dazwischenhalten einer sauberen Glasplatte nachweisen, durch die andere als optische von dem bewegten Gegenstand ausgehende Reize ausgeschaltet wurden.

Solche Suchbewegungen führt *Phyllium* auch ohne besondere Reizung durch einen bewegten Gegenstand aus, wenn es z. B. beim Klettern an einem senkrecht stehenden Stab an dessen Spitze angelangt ist. Befindet sich in der Nähe ein anderer Gegenstand, so werden die Suchbewegungen hauptsächlich in Richtung auf diesen hin ausgeführt. Es soll auf diese Suchbewegung noch im Zusammenhang mit dem Zustandekommen der Schutzstellung eingegangen werden.

Es hatte den Anschein, als ob die jüngeren Larven und die erwachsenen Männchen viel häufiger und dann auch schneller auf optische Reize reagieren als die weiblichen Imagines und die weiblichen Larven im letzten Stadium. Um dies näher zu untersuchen, führte ich mehrere Versuchsreihen durch.

In je 40 Versuchen, bei denen eine Glasplatte in etwa 1 cm Entfernung über das Versuchstier gehalten und darüber ein Gegenstand (Pinzette) bewegt wurde, erfolgte die Suchreaktion bei

Larven bis zu	2,5 cm Länge in 22 Fällen,
männlichen Larven von . . . 2,8—3,7 cm	„ „ 24 „
weiblichen Larven von . . . 3,5—4,8 cm	„ „ 10 „
erwachsenen Männchen . . .	„ 19 „
erwachsenen Weibchen. . . .	„ 12 „

Doch kann bei diesen Versuchen nichts darüber ausgesagt werden, inwieweit die Akinese der Versuchstiere eine kataleptische war (Versuche im August).

Eine zweite Versuchsserie zur Untersuchung dieser Zusammenhänge führte ich im Dezember durch. Die Versuchsanordnung war wie vorher, nur wurde die Glasscheibe in einem Stativ befestigt und nach jedem Versuch gewechselt, und zur optischen Reizung wurden 3 an Drähten befestigte schwarze Pappscheiben verwendet (S_1 mit einem Radius von 1 cm, S_2 mit einem Radius von 1,4 cm, S_3 mit einem Radius von 2 cm), und zwar wurden mit den getrennt untersuchten Larvenstadien und Imagines je 50 Versuche ausgeführt. Getrennt untersucht wurden Larven bis zu 2,8 cm Länge, männliche Larven von 3—4,2 cm Länge, weibliche Larven von 3,2—5,3 cm Länge, erwachsene Männchen und Weibchen. Die Tiere wurden in beweglichem Zustand auf Fließpapier gesetzt und etwa 2—3 Min., nach-



Abb. 7. *Phyllium* bei durch optische Reize ausgelösten Suchbewegungen (natürliche Größe).

dem sie zur Ruhe gekommen waren, dem Versuch unterzogen. Hatte eine Reizung von 2 Min. Dauer keine Reaktion zur Folge, so wurde das Versuchstier als refraktär angesehen. (Die Versuche wurden an drei Tagen in der Mittagszeit ausgeführt, und zwar auf demselben Tisch, bei annähernd gleicher Helligkeit.)

Das Ergebnis war folgendes:

Tabelle 1.

Reaktion auf Bewegung von	S ₁	S ₂ *	S ₃	Zu- sammen
L ₁ (bis 2,8 cm) . . . in	6	9	11	26 Fällen
L ₂ ♂♂ (3–4,2 cm) . . . „	12	8	5	25 „
L ₂ ♀♀ (3,2–5,3 cm) . . . „	3	3	2	8 „
♂♂ „	4	7	4	15 „
♀♀ „	2	5	8	15 „
Zusammen in	27	32	30 Fällen	

Aus dieser Versuchsserie scheint hervorzugehen, daß eine Beziehung zwischen der Reaktionshäufigkeit und der Größe des bewegten Gegenstandes nicht besteht. Auch steigt die Reaktionsbereitschaft nicht genau mit dem Alter und der Größe, wie aus der im August durchgeführten Versuchsserie hervorzugehen schien. Doch tritt die besonders starke Reaktionsbereitschaft der jüngsten Larven, desgleichen die besonders geringe der L₂ ♀♀ deutlich hervor. Jedenfalls zeigt ein Vergleich der beiden Versuchsserien, daß hinsichtlich der Häufigkeit des Eintrittes der hier behandelten Reaktion recht bedeutende Schwankungen möglich sind. Dieser Unterschied mag damit zusammenhängen, daß die Versuchstiere der zweiten Serie aus einer Population stammten, die auch sonst zur Zeit der Versuche eine besonders starke Neigung zur Katalepsie zeigte.

Die Versuchstiere genau nach der Zugehörigkeit zu den einzelnen Larvenstadien zu trennen, war nicht möglich, da es bei *Phyllium* außerordentlich schwierig ist, die einzelnen Larvenstadien gegeneinander abzugrenzen. Denn einmal ist die Größe der Larven, die zu demselben Stadium gehören, mitunter recht verschieden, und außerdem ist bisher die Zahl der Häutungen noch nicht genau festgestellt. Diese festzustellen ist insofern schwierig, als die Tiere ja nicht nur bei der Häutung, sondern auch sonst ständig an Größe zunehmen, so daß bei einer Häutung gar nicht ein derartiger Sprung in der Größenzunahme festzustellen ist, wie dies sonst bei Hemimetabolen oft der Fall ist. Durch Messen kann man also eine stattgefundene Häutung nicht feststellen, andererseits kann man diese auch nicht an dem Vorhandensein einer Exuvie erkennen, da die alte Larvenhaut, wie ich oft beobachten konnte, in den meisten Fällen fast unmittelbar nach vollzogener Häutung gefressen wird.

Die Normalzahl der Häutungen ist meinem Dafürhalten nach 5, doch kommen sicher auch Ausnahmen vor, bei denen diese Zahl um mindestens eine Häutung überschritten wird. Deutlich als solche anzusprechen sind nur die Tiere des 1. und 2. Larvenstadiums, während Tiere der beiden letzten Larvenstadien manchmal einander völlig gleichen, auch in der Größe, so daß eine Unterscheidung nach Körperform und Größe in keiner Weise möglich ist. Es sind daher bei den soeben besprochenen Versuchen die Tiere nicht nach der Zugehörigkeit zu einem Larvenstadium, sondern nach ihrer Länge geordnet worden.

Bei den beiden soeben behandelten Versuchsserien bezüglich der Reaktion auf optische Reize wurde es stets vermieden, daß der Schatten des bewegten Gegenstandes das Versuchstier traf. Eine *gleichzeitige Beschattung* des Tieres durch die bewegte Pappscheibe hatte eine viel häufigere Reaktion zur Folge, als der Reiz des bewegten Gegenstandes allein.

Es wurden Versuche mit Beschattung unter sonst denselben Versuchsbedingungen wie in der zweiten Versuchsserie mit der Pappscheibe S_2 und den Versuchstieren $L_2 \text{ ♂♂}$ und $L_2 \text{ ♀♀}$ angestellt. Während ohne den Schattenreiz (Tabelle 1) bei 100 Versuchen die Tiere nur in 11 Fällen reagierten, trat diese Reaktion bei der gleichen Anzahl von Versuchen mit gleichzeitigem Schattenreiz in 43 Fällen, also fast der Hälfte der Versuche ein.

6. Lichtwirkung.

Da wir wissen, daß das Licht für die Auslösung kataleptischer Zustände bei *Carausius morosus* die wesentlichste Rolle spielt, lag die Vermutung nahe, daß derartige Zusammenhänge auch bei *Phyllium* vorliegen könnten. Zur Untersuchung dieser Frage ging ich wie bei *Carausius*

von einer 24stündigen Beobachtung einer Anzahl von Tieren unter dem natürlichen, tageszeitlichen Wechsel der Licht- und Temperaturverhältnisse aus.

Zu einer solchen Beobachtung isolierte ich 10 Tiere in einzelnen Behältern, in denen reichlich Eichenlaub als Futter vorhanden war, und zwar am Tage vor

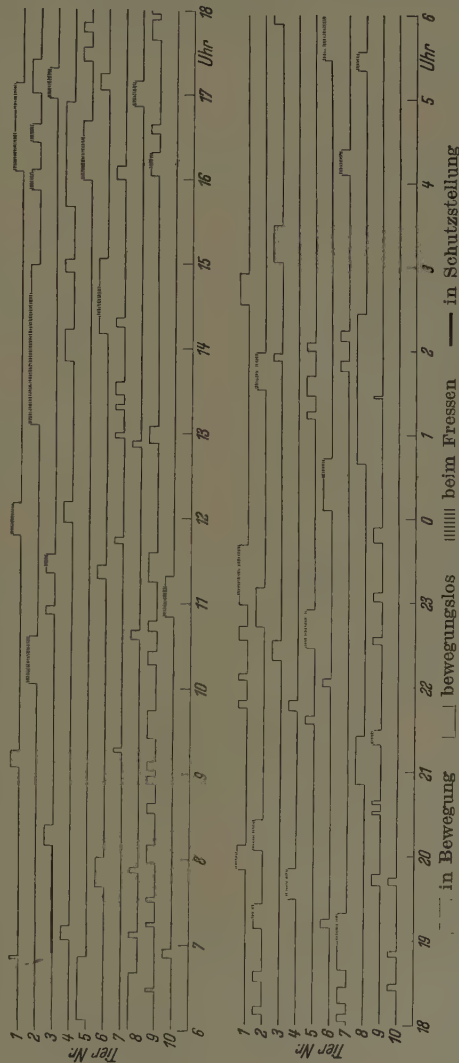


Abb. 8. Graphische Darstellung des Verhaltens von 10 wandelnden Blättern unter natürlichen Licht- und Temperaturverhältnissen.

Beginn der Beobachtung. Am Beobachtungstage wurden die Tiere von 6 Uhr morgens ab 24 Stunden lang ununterbrochen beobachtet und das Verhalten jedes Tieres gesondert notiert. Das Ergebnis zeigt Abb. 8 in graphischer Darstellung. (Temperatur: Um 6 Uhr 22° , dann langsames Steigen bis auf $24\frac{1}{2}^{\circ}$ um 14 Uhr, Gleichbleiben bis 20^{30} Uhr, bis 3 Uhr Fallen bis auf 21° , bis 5 Uhr Fallen bis auf 19° , bis 6 Uhr Gleichbleiben. Fenster des Beobachtungsraumes nach Westen gerichtet.)

Ein Einfluß der Lichtverhältnisse auf das Verhalten der Tiere läßt sich, wie die graphische Darstellung zeigt, nicht feststellen. Vielmehr fallen Zeiten der Bewegung und solche der Akinese in anscheinend zufälliger Regellosigkeit durcheinander. Dies Ergebnis stimmt mit den Befunden bei *Diapheromera femorata* (25, S. 615) überein.

Zur weiteren Untersuchung dieser Frage führte ich eine andere Beobachtungsserie in der Weise durch, daß ich die Tiere zwar dem gewöhnlichen Tageslichtwechsel aussetzte, jedoch die Temperatur des Beobachtungsraumes konstant hielt. Andere als Lichteinflüsse wurden also ausgeschaltet.

Die Beobachtung begann wie die vorige um 6 Uhr morgens und wurde zunächst 24 Stunden durchgeführt, dann wurde die Beobachtung von 6 Uhr bis 14 Uhr unterbrochen, von 14 bis 20 Uhr weitergeführt, schließlich wurden die Tiere noch am 3. Tage nach Beginn der Beobachtung von 5 Uhr bis 17 Uhr beobachtet. Die Resultate sind in Abb. 9 graphisch dargestellt (Beobachtung im Dezember, Fenster des Beobachtungsraumes nach Westen gerichtet, Temperatur $24 \pm \frac{1}{2}^{\circ}$).

Die Beobachtung zeigt recht eindeutig, daß ein *Einfluß der Lichtverhältnisse* auf das Verhalten der wandernden Blätter *nicht vorliegt*. Ein am ersten Beobachtungstage schwach hervortretendes Anwachsen der Beweglichkeit zur Zeit der Abenddämmerung veranlaßte dazu, die Beobachtung am folgenden Tage um diese Zeit zu wiederholen, doch zeigten die Tiere diesmal sogar eine verhältnismäßig starke Neigung zur Akinese. Ebenso wenig ließ sich am 3. Tage irgendein deutlich hervortretendes Maximum oder Minimum der Beweglichkeit oder der Freßlust feststellen. Auch für Schutzstellung, Schaukelbewegung und Abdomeneinkrümmung ließ sich irgendeine Beziehung zum Tageslicht nicht finden.

Auch GRIMPE war es bekannt, daß Verdunkelung auf das Verhalten von *Phyllium* keinen Einfluß hat. Eine andere Angabe dieses Autors, nach der die wandernden Blätter „fast ausschließlich“ in der Nacht fressen sollen, fand ich bei meinen Tieren nicht bestätigt, sie fraßen vielmehr mit gleicher Häufigkeit zu jeder Tageszeit (d. h. soweit nicht Temperatureinflüsse, von denen noch die Rede sein soll, ein anderes Verhalten bedingten).

GRIMPE gibt an, daß die Männchen im Imaginalstadium Nahrung nicht mehr zu sich nehmen. Bei meinen Versuchstieren fand ich diese Angabe nicht bestätigt, vielmehr fraßen die erwachsenen Männchen ebenso häufig wie die Weibchen. Doch scheint ihr Kauapparat nicht sehr kräftig zu sein, oft kauen sie mit den Mandibeln nur am Blattrand herum, ohne daß nennenswerte Fraßspuren entstehen. Größere Stücke fressen sie nur aus ganz jungen Eichenblättern heraus, oder aus solchen,

die beim Treiben im Winter wegen mangelnder Lichtzufuhr Vergeilungserscheinungen zeigen, also besonders weich sind. Vielleicht sind Eichenblätter überhaupt für ihren Kauapparat zu hart. Damit hängt es vielleicht zusammen, daß die Männchen, wie auch GRIMPE angibt, bei uns nur sehr kurze Zeit als Imagines leben

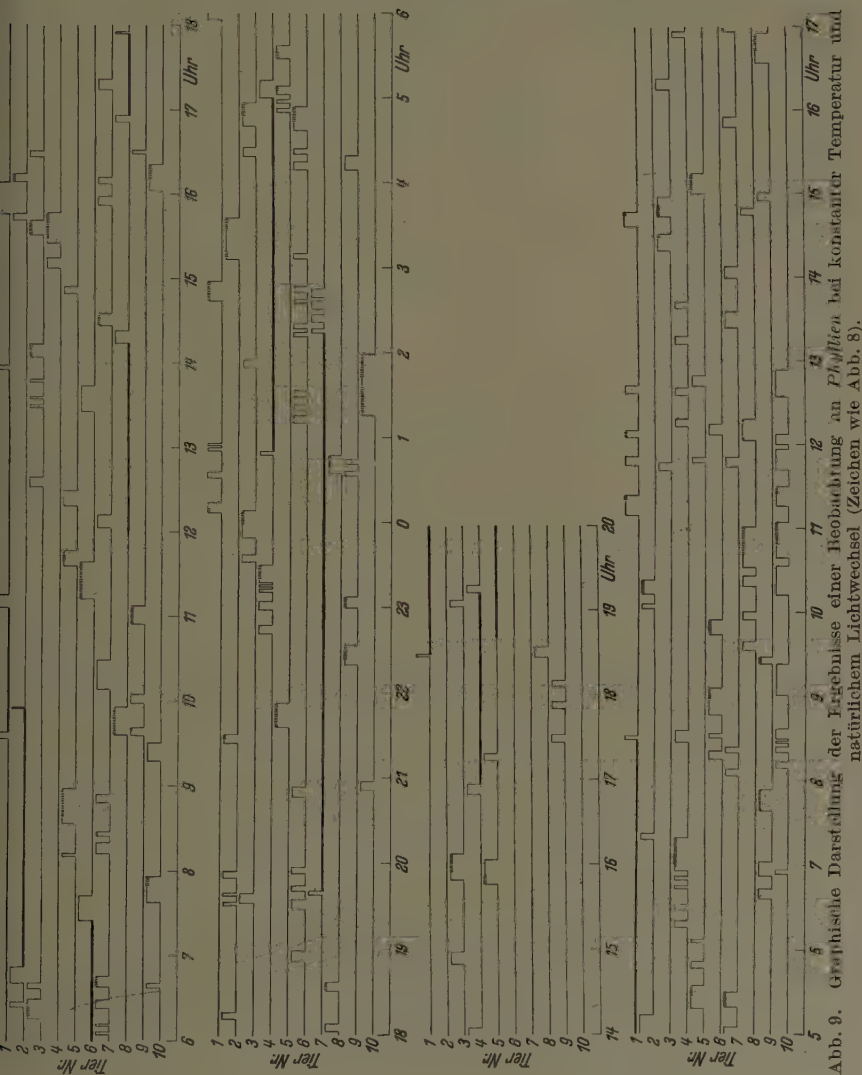


Abb. 9. Graphische Darstellung der Ergebnisse einer Beobachtung an *Phyllien* bei konstanter Temperatur und natürlichem Lichtwechsel (Zeichen wie Abb. 8).

(meine Versuchstiere lebten in diesem Stadium ungefähr 15 Tage, nur in einem Falle 28 Tage). Sie leben vielleicht in ihrer Heimat, wo ihnen andere Futterpflanzen zur Verfügung stehen, auch länger. Die männlichen Larven, auch die des letzten Stadiums, fressen harte Eichenblätter sehr gut.

Die *Beziehungen zwischen Licht und Katalepsie* sind also bei den Phasmiden durchaus nicht überall dieselben. Von *Carausius morosus* wissen wir, daß das Licht der wesentlichste Faktor bei der Auslösung seiner Katalepsie ist. Dasselbe ergab sich aus den Beobachtungen von STOCKARD (27) an *Aplopus Meyeri*. Ebenso beobachtete PLATE (21) auf Ceylon an vier nicht näher bestimmten Stabheuschreckenarten, daß sie „am Tage meist ganz unbeweglich sitzen und hauptsächlich nachts fressen“. Auch bei *Bacillus Rossii* scheinen nach den Angaben von OYEN und gelegentlichen eigenen Beobachtungen an Tieren des Berliner Aquariums die Verhältnisse ähnlich zu liegen.

Dagegen zeigen *Eurycnema goliath* und *Diapheromera femorata* — für beide Arten habe ich Beobachtungen über 24 Stunden hin ausgeführt — ausgesprochene Unabhängigkeit vom Licht, also Übereinstimmung mit *Phyllium*. Bei ganz nahe verwandten Arten unterscheidet sich also das kataleptische Verhalten in einem sehr wesentlichen und für die Ökologie der Tiere recht bedeutungsvollen Punkt. Dieser Befund nötigt zu der Annahme, daß wir bei den letztgenannten Arten die Katalepsie in einer phylogenetisch ursprünglicheren Form vor uns haben, als bei den ersteren. Denn ein nachträgliches Aufgeben des Tag-Nacht-Rhythmus der Katalepsie ist schlecht denkbar, da er ja für die betreffende Art einen der wichtigsten ökologischen Faktoren darstellen muß, dessen Verlust von der Selektion auf keinen Fall begünstigt werden könnte.

Phyllium ist stark positiv phototaktisch. Bei ausgesprochen horizontal auftretendem einseitigem Tageslicht wurden Tiere aller Stadien durch mechanische Reize in Bewegung gesetzt und mit dem Kopf vom Licht abgewandt auf einen Bogen Fließpapier gesetzt. Bei 40 derartigen Versuchen kehrten sich die Tiere in 34 Fällen sofort um und hielten bei der Weiterbewegung eine Richtung ein, die weniger als 20° von der dem auftreffenden Licht entgegengerichteten abwich. In den restlichen 6 Fällen bewegte sich das Tier in einem Winkel von 30 – 50 Grad zu dieser Richtung weiter (Versuch im Dezember, Mittagszeit, bewölkter Himmel). Auf schräg von oben einfallendes Licht reagieren die Tiere nicht so einheitlich, doch ist auch unter diesen Bedingungen ihre positive Phototaxis meist noch gut zu erkennen.

Auf plötzlichen Lichtintensitätswechsel reagieren in Akinese befindliche Tiere zuweilen mit Schaukeln oder Ortsbewegung, doch konnte ich dies nicht so häufig wie bei *Carausius* beobachten.

Befanden sich die Tiere z. B. in absoluter Dunkelheit (Dunkelkammer) und wurden sie plötzlich mit höherer Lichtintensität beleuchtet (Solluxlampe), so reagierten sie bei 30 Versuchen in 4 Fällen auf diesen Reiz, beim Ausschalten der Lampe nach 30 Sek. jedoch in keinem Falle (Beobachtung mit Hilfe der Farbfilterlampe). Wurden die Tiere umgekehrt eine halbe Stunde mit der Solluxlampe beleuchtet und durch Ausschalten der Lampe plötzlich in Dunkelheit versetzt, so reagierten sie auf diesen Reiz bei 30 Versuchen in 2 Fällen, auf ein Wiedereinschalten der Lampe nach 30 Sek. ebenfalls in 2 Fällen.

7. Licht und Flug.

Auch das Fliegen der Männchen steht insofern in einer gewissen Beziehung zum Licht, als bei großer Helligkeit die Tiere eine besonders

starke Neigung zum Fliegen zeigen. Doch spielen außer dem Licht sicher dabei auch andere Faktoren mit.

Die Neigung zum Fliegen ist bei den *Phyllium*-Männchen im allgemeinen nicht groß, es kommt kaum vor, daß ein bei diffusem Tageslicht gehaltenes Tier, das nicht direkt den Sonnenstrahlen ausgesetzt wird, spontan von seinen Flügeln Gebrauch macht. Doch lassen sich die Tiere *experimentell* fast immer zum Fliegen anregen — d. h. soweit sie überhaupt flugfähig sind, was bei ungefähr $\frac{2}{3}$ der Tiere der Fall ist —, wenn man sie durch Anblasen und andere geeignete mechanische Reize in höchstmögliche Bewegung versetzt und sie dann fallen läßt bzw. sie in die Luft wirft. Beim Herabfallen breiten sie sofort ihre Flügel aus und beginnen ihren schwirrenden Flug, der selten mehrere Meter eine gerade Richtung einhält, sondern bei dem das Tier meist eine Anzahl kleiner Kreise und Schwenkungen beschreibt, so daß der Beschauer fast den Eindruck eines vom Winde herumgewirbelten Blattes hat.

In Flugstimmung gerät das Insekt zuweilen auch spontan, wenn es von direktem Sonnenlicht getroffen wird, besonders dann, wenn es sich um eine starke Intensitätssteigerung des auf das Tier einwirkenden Lichtes handelt, z. B. beim Fortziehen eines Fenstervorhanges. Das Tier fliegt dann meist dem Licht entgegen. Doch tritt eine derartige Reaktion nicht regelmäßig ein, so daß man eine plötzliche Lichtintensitätssteigerung keineswegs als eine sichere Methode zur Auslösung der Flugreaktion ansehen kann.

Häufiger noch als auf plötzliche Lichtintensitätssteigerung hin gerät das Insekt in Flugstimmung, wenn es, sei es spontan, sei es auf mechanische Reize hin in Bewegung geraten, an einem Zweige oder sonstigen länglichen Gegenstand entlangklettert und, am Ende angekommen, einige Zeit vergebliche Suchbewegungen ausführt (vgl. S. 29). Es läßt sich dann fallen, breitet die Flügel aus und beginnt seinen schwirrenden Flug. Steht ihm jedoch für das Herabfallen nur eine Strecke von etwa 10 cm zur Verfügung, so fällt es meist bis zum Boden und bleibt hier liegen oder bewegt sich weiter, ohne weitere Flugversuche zu machen.

Verhindert man ein in Flugstimmung geratenes Tier am Fortfliegen, etwa indem man es an den Flügeln festhält, so zeigt es eine vom sonstigen Verhalten abweichende Reaktion: Während sonst, auch beim kataleptischen Tier, die Tarsen sich infolge eines besonderen Festklammerreflexes (vgl. 25, S. 619) an jedem mit ihnen in Berührung gebrachten Gegenstande festzuhalten suchen, stößt sich jetzt das Tier mit den Beinen von jedem Gegenstand, den es berührt, mit aller Kraft ab. Läßt man es frei hängen, so streckt es die Beine seitwärts vom Körper fort, und zwar diesem gegenüber etwas nach dorsal erhoben. Auch der Körper wird etwas nach unten durchgebogen. Diese Stellung ist insofern sehr zweckmäßig, als sie bewirkt, daß beim freien Herabfallen die Unterseite des Tieres stets abwärts gerichtet ist und dieses so aus dem freien

Fall zum Flug übergehen kann. Ja, der Flug wird meistens mit einem Sichherabfallenlassen des Tieres eingeleitet.

Hält man das in dieser Flugstimmung befindliche Tier mit der Ventralseite gegen einen Gegenstand, so tritt sofort die Abstoßbewegung der Beine ein, die sich in Abständen von etwa 1 Sek. wiederholt, so daß das Tier in den Grenzen der Elastizität seiner Flügel, an denen es gehalten wird, eine hüpfende Bewegung ausführt.

Eine Reaktion, die dem Verhalten der *Phyllium*-Männchen in Flugstimmung entspricht, ihr wohl auch homolog ist, läßt sich gut bei *Eurycnema goliath* beobachten. Bei dieser nicht flugfähigen Form tritt sie nicht als Flug-, sondern als Fallreflex auf. Man kann diesen Reflex leicht auslösen, wenn man das Tier mehrmals am Abdomen ergreift und von der Unterlage fortzieht. Versucht man dann, es etwa an eine senkrechte Fläche zu setzen, so stößt es sich ebenso wie ein in Flugstimmung befindliches *Phyllium* mit den Beinen von dieser ab. Sehr häufig genügt es schon zum Hervorrufen dieser Reaktion, wenn man das Versuchstier an der Rumpfseite berührt oder es leicht zur Seite schiebt. Wird das Tier nicht festgehalten, so bewirkt dieser Reflex sein sofortiges Herabfallen.

Ob ein derartiger Fallreflex auch bei *Carausius* vorkommt, oder ob das (allerdings viel seltenere) Herabfallen dieses Insektes nur dadurch zustande kommt, daß das Tier seine Beine plötzlich in die für die Schutzstellung typische Lage bringt, kann ich trotz vieler daraufhin gerichteter Beobachtungen nicht entscheiden.

8. Katalepsie und Temperatur.

Schon bei der auf S. 15 behandelten Beobachtung unter normalen Licht- und Temperaturverhältnissen zeigte sich, daß sich die wandelnden Blätter zur Zeit der Morgendämmerung, also bei niedrigster Tagestemperatur, am wenigsten bewegen. Diese Beobachtung wie die Versuchsergebnisse bei *Carausius morosus*, die ja einen deutlichen Einfluß der Temperatur auf das kataleptische Verhalten zeigten (vgl. 25, S. 625), legten die Vermutung nahe, daß ähnliche Zusammenhänge auch bei *Phyllium* vorliegen könnten. Es galt also, dieser Frage weiter nachzugehen.

Zufällig fiel eine 24stündige Beobachtung gerade auf einen Tag, an dem die Temperatur ungewöhnlich hoch stieg (im Beobachtungsraum bis auf $29\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$) und am Nachmittag ein sehr heftiges Gewitter einsetzte, mit Platzregen und Hagel, was einen plötzlichen Temperatursturz zur Folge hatte. Während der folgenden Nacht blieb dann die Temperatur verhältnismäßig niedrig. Das Verhalten der Tiere unter diesen Bedingungen zeigt Abb. 10 in graphischer Darstellung.

Wir sehen, daß die Bewegungen der Tiere mit zunehmender Temperatur immer häufiger werden, um 15 Uhr herum sind fast alle Tiere in dauernder Bewegung, gefressen wird sehr viel, doch läßt die Häufigkeit des Fressens während des Gewitters stark nach, während die Bewegung noch fort dauert. Mit Aufhören des Gewitters um etwa 17 Uhr läßt jedoch die heftige Bewegung der Tiere stark nach und kommt etwa $\frac{1}{2}$ Stunde später ganz zum Stillstand. Während der folgenden Nacht verhalten sich die Tiere alle so gut wie völlig bewegungslos.

Es hat hier also entsprechend den Versuchsergebnissen bei *Carausius* den Anschein, als ob erhöhte Temperatur mit häufigerer Bewegung, niedrige mit Bewegungslosigkeit beantwortet wird. Doch muß bei der Auswertung dieser Beobachtung in Betracht gezogen werden, daß ein Gewitter, als ein immerhin ungewöhnliches Ereignis im Naturgeschehen, bei den wandelnden Blättern vielleicht einen außergewöhnlichen Erregungszustand hervorruft, wie er ja für eine Anzahl anderer Tiere bekannt ist. Auch habe ich sonst eine derartig heftige Bewegung infolge Heraussetzung der Temperatur bei meinen Versuchstieren nie beobachtet.

Die Häufigkeit der Schutzstellung wird bei niedriger Temperatur größer. So zeigten meine wandelnden Blätter, die im Juli und August eine verhältnismäßig sehr geringe Neigung zum Annehmen dieser Stellung

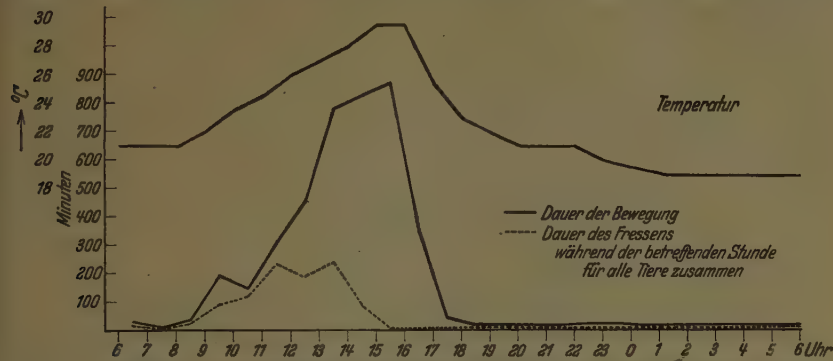


Abb. 10. Graphische Darstellung der Ergebnisse einer Beobachtung an *Phylliden* während eines Gewittertages.

an den Tag legten, gegen Ende September, als die Temperatur ihres Aufenthaltsraumes (ungeheiztes Zimmer) schon öfter bis auf 17° fiel, die Schutzstellung sehr oft. Dies war schon ohne weitere darauf hin gerichtete Untersuchungen recht auffallend, zeigte sich auch bei einigen in diesem Zusammenhange angestellten Beobachtungen sehr deutlich.

Z. B. wurden 11 Tiere, die sich vorher in einem Raum von durchschnittlich etwa 22° C befanden, an einem Morgen um 8 Uhr in ein Zimmer gebracht, dessen Temperatur zwischen 16 und 17° schwankte. Bei einer Auszählung um 14 Uhr befanden sich 4 Tiere in Schutzstellung, um 15 Uhr 2, um 16 Uhr 7 Tiere.

Ein Vergleich mit den Daten der auf S. 15 besprochenen Beobachtung (es handelt sich zum Teil um dieselben Tiere) zeigt deutlich, daß hier ein Temperatureinfluß vorliegt.

Bei einer weiteren in diesem Zusammenhang ausgeführten Beobachtung befanden sich die wandelnden Blätter in einem mit einer Heizsonne versehenen Terrarium, das in einem ungeheizten Zimmer aufgestellt war. Die Temperatur im Inneren des Terrariums betrug bei dauernd brennender Heizsonne etwa 22–24° C. Am Abend vor Beginn der Beobachtung wurde nun um 18 Uhr die Heizsonne ausgeschaltet. Um 0 Uhr, von welchem Zeitpunkt ab die Tiere dauernd beobachtet wurden, hatte sich die Temperatur im Inneren des Terrariums bereits der des Zimmers angeglichen und betrug 16° C. Sie schwankte während der nächsten 24 Stunden, in denen die Beobachtung ausgeführt wurde, zwischen 15½ und 16½°. Beobachtet wurden 9 Tiere, nämlich 6 Imagines und 3 Larven des letzten Stadiums.

Da der Aufenthaltsraum der Tiere sehr geräumig war und die niedrige Temperatur nur geringe Bewegung erwarten ließ, brachte ich die Tiere nicht getrennt unter, sondern verteilte sie am Abend vor der Beobachtung auf verschiedene Eichenzweige im Inneren ihres Terrariums. Es war so immer noch möglich, das Verhalten jedes Tieres getrennt festzustellen. Lichtverhältnisse: Natürlicher Tageslichtwechsel im Oktober.

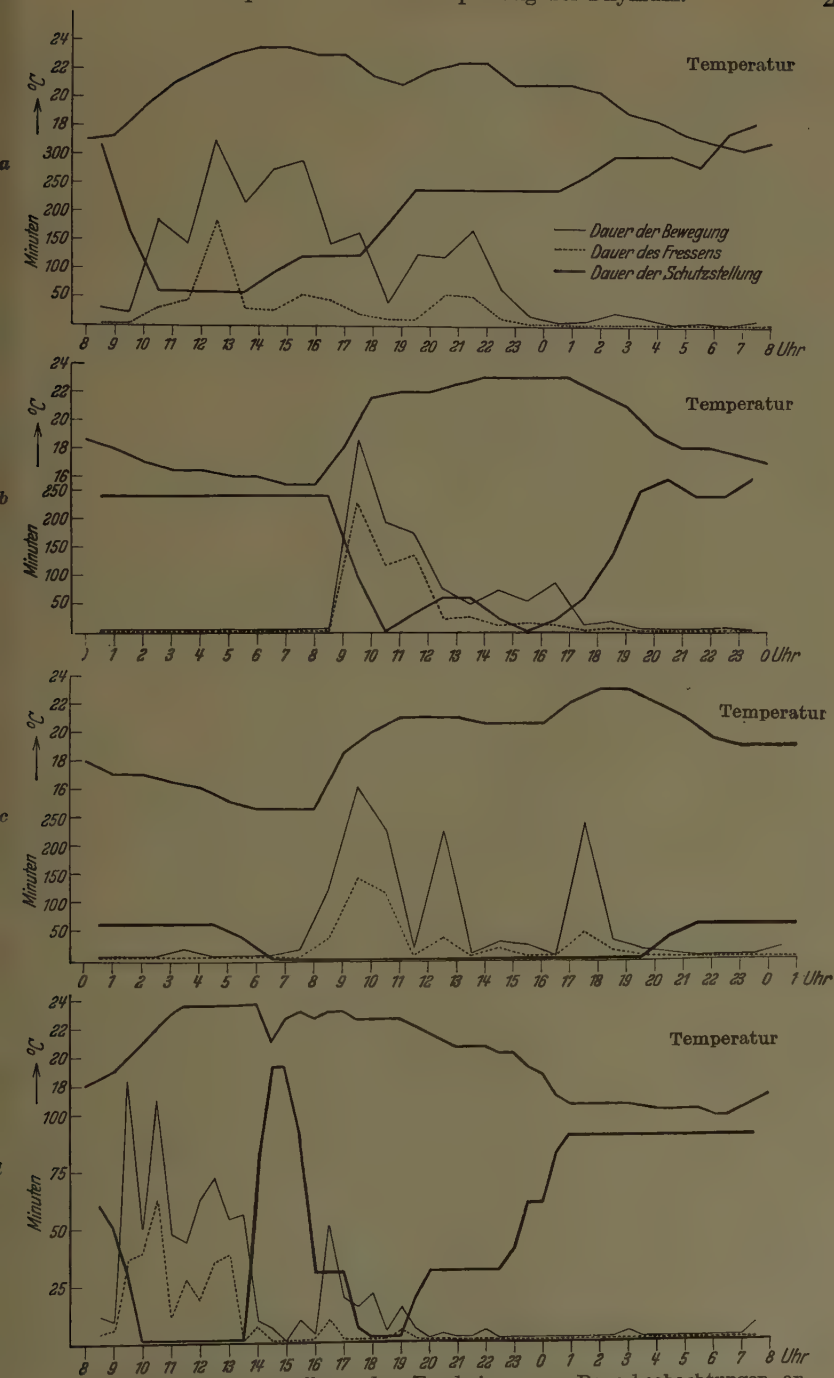
Das Verhalten der Tiere unter diesen Bedingungen war außerordentlich einheitlich, so daß sich eine graphische Darstellung erübrigt. Ortsbewegungen kamen während der ganzen Beobachtungszeit bei keinem der Tiere vor, auch unterblieb das Fressen vollkommen. Es wurde nur zuweilen die Stellung einzelner Extremitäten gewechselt oder die Schaukelbewegung angedeutet. Auffallend hoch war während der ganzen Zeit die Anzahl der in Schutzstellung befindlichen Tiere, und zwar hatte stets etwa die Hälfte der Tiere diese Haltung inne. Doch hielt nur eines der Tiere die Schutzstellung während der ganzen Beobachtungszeit bei, alle übrigen vertauschten diese zuweilen mit einer anderen Stellung.

Nach Beendigung der Beobachtung wurde die Heizsonne wieder eingeschaltet, die Versuchstiere verhielten sich wieder ganz wie vor der Temperaturerniedrigung. Doch zeigten nach einigen Tagen mehrere von ihnen deutliche Krankheitserscheinungen, sie fraßen nicht mehr und führten nur ganz matte Bewegungen aus, auch deutliche Katalepsie oder auch nur Heraufsetzung des Muskeltonus war bei ihnen nicht mehr zu beobachten. In der Zeit vom 3. bis zum 8. Tag nach der eben besprochenen Beobachtung gingen dann auch 6 von diesen 24 Stunden in tiefer Temperatur gehaltenen 9 Tieren ein.

Die Beobachtung zeigt recht deutlich, daß tiefe Temperatur die Bewegung hemmt, das Eintreten von Schutzstellung und Katalepsie begünstigt (die Beziehungen zwischen Katalepsie und Schutzstellung werden auf S. 30 eingehender behandelt).

Die Empfindlichkeit gegenüber tiefen Temperaturen ist bei *Phyllium* im Gegensatz zu dem nahe verwandten *Carausius morosus* recht stark, denn *Carausius* erträgt Temperaturen in der Nähe von 0° mehrere Tage lang ohne merkliche Schädigung. Ein Aufenthalt von nur 6 Stunden — gegenüber der obigen Versuchsdauer von über 24 Stunden — bei einer Temperatur von 15° C (5 Versuchstiere) schadete jedoch auch den wandelnden Blättern nicht, ebenso zeigten zwei *Phyllien* nach einem 3stündigen Aufenthalt in einem Raum von + 4° C keine irgendwie kenntlichen Schädigungen (langsame Abkühlung von 22 auf 4° innerhalb von 4 Stunden). Ähnliches konnte VERRIER feststellen: „... les Phyllies, inertes, peuvent résister à un séjour d'une heure environ à 0°.“ Die starke Schädigung durch niedrige Temperatur tritt also erst bei längerem Verweilen im kalten Raum ein.

Die bisher besprochenen Beobachtungen deuten darauf hin, daß eine Beziehung zwischen Temperatur und Katalepsieerscheinungen, die sich bereits für verschiedene andere Insekten feststellen ließ (nähere Angaben: 25, S. 632) auch für *Phyllium* besteht, nämlich die, daß höhere Temperaturen die Neigung zur Katalepsie herabsetzen, tiefe dagegen diese verlängern und vertiefen. Auch VERRIERs Angaben legen diese Vermutung nahe: Er fand, daß das Maximum der Bewegung bei *Phyllium* zwischen 25 und 40° liegt, also unter einer relativ hohen Temperatur.



Es ließ sich nun dieser Zusammenhang zwischen Temperatur und Verhalten von *Phyllium* noch genauer in seinen Einzelheiten untersuchen, und dabei zeigte sich, daß der Eintritt von Akinese bzw. Bewegung nicht direkt von der absoluten Temperaturhöhe abhängig ist, sondern daß es für das Verhalten der Tiere auch von Bedeutung ist, ob die Temperatur zur Beobachtungszeit fällt oder steigt. Zunächst seien hierzu die Ergebnisse von vier weiteren über 24 Stunden ausgedehnten Beobachtungen in graphischer Darstellung wiedergegeben: Abb. 11 a—d.

11a: 15 Imagines und große Larven. Geheiztes Zimmer (Temperaturen in der graphischen Darstellung angegeben). Normaler Tageslichtwechsel im Dezember. Tiere seit dem Vorabend des Beobachtungstages im Beobachtungsraum einzeln in Glasbehältern untergebracht.

11b: 10 Larven der letzten Stadien. Um Lichteinflüsse aus dem Versuchsergebnis auszuschalten, bei konstanter Helligkeit (Tageslichtlampe). Die Tiere wurden am Tage vor der Beobachtung in den Beobachtungsraum gebracht, dem natürlichen Tageslichtwechsel ausgesetzt, dann bei Beginn der Beobachtung um 0 Uhr die Lampe eingeschaltet. Beobachtungsraum: Geheiztes Zimmer, dessen Temperatur während der Nacht stark sinkt.

11c: Dieselben 10 Tiere wie bei b, unter denselben Bedingungen wie b.

11d: In einem Gewächshaus mit ständig wasserdampfgesättigter Luft (halbstündige Hygrometerablesungen). 8 ältere Larven, in einzelnen Glasbehältern untergebracht. Während der in die Beobachtungszeit fallenden Nacht starke Temperaturerniedrigung infolge plötzlichen Schneefalls. Lichtverhältnisse: Natürlicher Tageslichtwechsel im Januar.

(Bei Beobachtung b—d handelt es sich um Tiere, die aus einer größeren Anzahl wegen ihrer besonders starken Neigung zur Katalepsie ausgewählt wurden. Vgl. S. 8.)

Bei der graphischen Darstellung ist für die einzelnen Abszissen (Zeitpunkte) nicht die Anzahl der Tiere eingetragen, die zu der Zeit das betreffende Verhalten zeigten, sondern es wurde für Bewegung, Fressen und Schutzstellung die Summe der Zeitdauer für alle Tiere während einer Stunde eingetragen (diese Summe ist jeweils als Ordinate in der Mitte des Abszissenabschnitts eingetragen worden, der den Zeitraum von einer Stunde darstellt, für den diese Summe berechnet wurde). Die Darstellung wird dadurch mehr von Zufälligkeiten unabhängig. Bei 11d wurde die Eintragung für halbstündige Zeitabschnitte gemacht, um Einzelheiten stärker hervortreten zu lassen.

Eine besondere Darstellung der Dauer des bewegungslosen Zustandes ist überflüssig, da diese Dauer sich aus der der Bewegung ohne weiteres feststellen läßt, nämlich eine zu der Bewegungskurve spiegelbildliche Kurve ergeben würde. Die Zeitdauer des Fressens ist in die der Bewegung, die der Schutzstellung in die der Bewegungslosigkeit jeweils einbegriffen.

Es zeigt sich, daß die beobachteten wandelnden Blätter nicht, wie man leicht vermuten könnte, am meisten dann in Bewegung sind, wenn die Tagestemperatur ihr Maximum erreicht hat, sondern daß das Maximum der Bewegung wie des Fressens schon früher liegt, in allen vier Beobachtungsserien übereinstimmend in eine Zeit fällt, in der die Temperatur im Ansteigen ist. Anders bei fallender Temperatur. Hier sind die Versuchstiere meist in bewegungslosem Zustand. Es bringt also derselbe Temperaturpunkt ein ganz verschiedenes Verhalten der Tiere mit sich, je nachdem, ob er bei steigender oder fallender Temperatur durchlaufen

wird. Z. B. liegt bei Beobachtung 11b das Maximum der Bewegung und der Dauer des Fressens in der Zeit von 9—10 Uhr bei einer Temperatur von 18—21,5° C. Dieselbe Temperatur herrscht an demselben Tage nochmals von 19—21 Uhr, zu einer Zeit, in der sich die beobachteten wandelnden Blätter nur äußerst wenig bewegen. Entsprechend kann man beim Durchgehen der Kurven und dem Vergleich gleich hoher Temperaturpunkte leicht die Verschiedenheit ersehen, mit der die Tiere auf steigende oder fallende Temperatur reagieren.

Ein entsprechender Zusammenhang besteht auch, wie wir sehen, für das *Annehmen der Schutzstellung*, die ja mit gewisser Einschränkung als Symptom für Katalepsie angesehen werden kann (s. S. 30). Ihr Auftreten scheint in allen vier Beobachtungsserien stark an fallende Temperatur gebunden zu sein. Außerordentlich augenfällig ist dies bei 11d. Während dieser in einem Gewächshaus ausgeführten Beobachtung wurde kurz nach 14 Uhr längere Zeit im Beobachtungsraum kaltes Wasser gesprengt (jedoch nicht in unmittelbarer Nähe der Tiere), was eine ganz plötzliche Senkung der Temperatur um 2,5° zur Folge hatte. Diese an und für sich recht geringfügige und für den Menschen gar nicht wahrnehmbare Temperaturherabsetzung wurde von den beobachteten *Phyllien* anscheinend gut perzipiert und prompt beantwortet: Sie stellten für einige Zeit ihre Bewegungen gänzlich ein, vier von ihnen nahmen die Schutzstellung an und hielten sie für länger als $\frac{1}{2}$ Stunde bei. (Es sei für diese Beobachtung noch besonders darauf hingewiesen, daß, wie man aus der Kurve ersehen kann, der niedrigste durch diese plötzliche Abkühlung erreichte Temperaturpunkt noch höher liegt als die Temperatur während des Bewegungsmaximums an diesem Tage.) Außer an diesem besonders augenfälligen Beispiel kann man auch sonst beim Durchgehen der Kurven fast ausnahmslos feststellen, daß ein Fallen der Temperatur mit erhöhter Neigung zu Akinese und Schutzstellung verbunden ist.

Es ergibt sich also als Gesamtergebnis, daß *Phyllium* sich in seinem kataleptischen Verhalten zwar nach der Temperatur richtet, daß die Beantwortung des Temperaturreizes aber *relativ* ist, d. h. nicht von der absoluten Höhe des einzelnen Temperaturpunktes abhängt, sondern vornehmlich von dessen Verhältnis zur Temperatur in der vorausgehenden Zeit. Es zeigt sich demnach hier ein auch für andere biologische Vorgänge bekannter Zusammenhang, den man allgemein als „*WEBERsches Gesetz*“ bezeichnet. Man kann also hier zusammenfassend sagen: Steigende Temperatur wird meist mit Bewegung und Fressen, fallende mit Akinese und Annehmen der Schutzstellung beantwortet.

Für tiefe Temperaturen gilt dies nicht, denn wie wir bereits gesehen haben, fällt bei Temperaturen unter 17—18° die Bewegung fort, auch wenn die Temperatur ansteigt. Erst oberhalb dieser Grenze, also innerhalb einer Temperaturspanne von 18 bis etwa 30°, zeigt sich der soeben geschilderte Zusammenhang.

9. Katalepsie und Alter.

Ähnlich wie bei *Carausius* untersuchte ich auch bei *Phyllium*, ob die verschiedenen Altersstadien hinsichtlich ihres kataleptischen Verhaltens einen Unterschied zeigen.

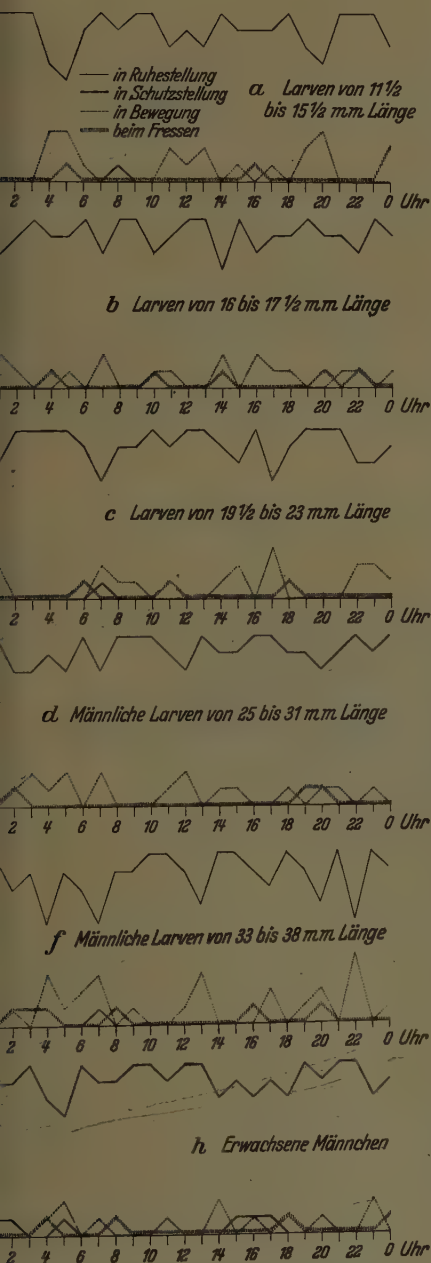
Um dies festzustellen, wurden die Tiere während 24 Stunden stündlich beobachtet und ihr Verhalten notiert. Da mir nicht so viele Tiere zur Verfügung standen, daß ich, wie bei *Carausius*, eine größere Anzahl desselben Stadiums gleichzeitig beobachten konnte, mußte ich, um eine genügende Anzahl von Beobachtungsreihen zu erhalten, dieselben Tiere an mehreren Tagen beobachten. Doch waren die Außenbedingungen an den verschiedenen Tagen annähernd dieselben. Die Temperatur blieb bei allen Beobachtungen zwischen 18 und 22½°. Da nicht an Hand der Größe und des Aussehens der Larven festzustellen ist, welchem Stadium sie angehören (vgl. S. 14), habe ich auch hier für die Auswertung die einzelnen Beobachtungsreihen nach der Größe der Versuchstiere zusammengestellt. Bei den letzten Larvenstadien, bei denen man Männchen und Weibchen schon mit Sicherheit unterscheiden kann, sind die beiden Geschlechter auch getrennt untersucht worden, ebenso bei den Imagines. Die Ergebnisse von je 10 derartigen Beobachtungen an Tieren der betreffenden Gruppe zeigt Abb. 12*a—i* in graphischer Darstellung.

Es zeigt sich auch hier zunächst wieder, daß irgendein bestimmter Tagesrhythmus in keiner Weise besteht¹. Ferner kommt zwischen den neun getrennt behandelten Gruppen ein Unterschied im Wechsel von spontaner Akinese und Bewegung nicht deutlich zum Ausdruck. Nur ist das *Auftreten der Schutzstellung* bei den Imagines etwas häufiger als bei den Larven, doch wird diese zuweilen auch schon von den jüngsten Larven eingenommen.

Eine Schutzstellung ließ sich bei den 70 Beobachtungsreihen an Larven (*a—g*) nur in 3 Fällen feststellen, bei den 20 Beobachtungsreihen an Imagines (*h—i*) jedoch in 13 Fällen.

Wenn auch bei diesen Beobachtungen eine Verschiedenheit im kataleptischen Verhalten, wie wir sie von *Carausius* kennen, nicht deutlich hervortritt, so besagt dies nur, daß im spontanen Wechsel von Akinese und Bewegung keine nennenswerten Unterschiede zwischen den einzelnen Altersstadien und den Geschlechtern bestehen. Was aber die Reizbeantwortung des akinetischen Tieres anbelangt, so glaube ich doch, daß die Angabe GRIMPES, die Neigung zur Katalepsie steige mit zunehmendem Alter, zu Recht besteht. Denn ganz junge Tiere reagieren viel schneller auf Berührung oder Anblasen, gehen auf den geringsten Anstoß zur Bewegung über, während besonders bei den erwachsenen Weibchen viel stärkere Reize nötig sind, um sie künstlich in Bewegung zu versetzen, d. h. von gelegentlich vorkommendem individuellem Abweichen abgesehen. Auch das bereits behandelte Versuchsergebnis, daß jüngere

¹ Ein Temperatureinfluß kommt bei der gewählten Darstellung nicht zum Ausdruck, da die Tiere der einzelnen Gruppen nicht gleichzeitig beobachtet wurden, das Variieren der Temperatur zwischen den angegebenen Grenzen also nicht für jede Einzelbeobachtung genau das gleiche war. Doch verteilt sich diese Verschiedenheit gleichmäßig auf alle 9 Gruppen, so daß dieser Umstand in dem hier behandelten Zusammenhang das Versuchsergebnis nicht beeinträchtigt.



Tiere häufiger und schneller auf optische Reize reagieren als ältere (S. 13), spricht sehr für die Richtigkeit der Annahme einer nach dem Alter verschieden starken Neigung zur Katalepsie.

10. Ökologische Bedeutung der Katalepsie.

Was die ökologische Bedeutung der Katalepsie angeht, so habe ich zu dem darüber bereits Bekannten nichts hinzuzufügen. Ich will daher nur kurz auf einige Versuche von PLATE hinweisen, die dieser auf Ceylon, der Heimat der wandelnden Blätter, ausführte, bei denen ihm in überzeugender Weise der Nachweis gelang, daß die Katalepsie einen tatsächlich vorliegenden

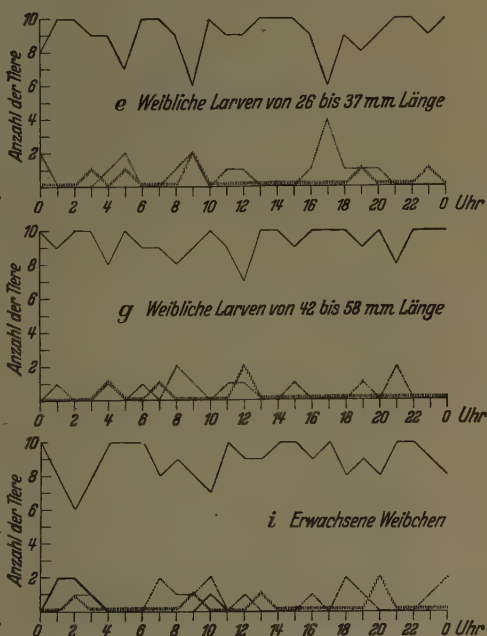


Abb. 12, a-i. Graphische Darstellung der Daten einer Reihe von Beobachtungen zur Untersuchung von Altersunterschieden. Näheres im Text. (Bei getrennter Untersuchung der beiden Geschlechter sind die Darstellungen für ungefähr gleichaltrige Tiere nebeneinander gesetzt.)

Nutzen für das Tier im Sinne einer Schutzanpassung in sich birgt, ein Beweis, den man für die Mehrzahl der in der einschlägigen Literatur geführten Beispiele von mimetischen Erscheinungen noch schuldig ist, obwohl er in einzelnen Fällen wohl nicht schwer zu erbringen wäre.

PLATE brachte Stab- und Blattheuschrecken mit Eidechsen der dortigen Arten, also ihren natürlichen Feinden, zusammen in einem Behälter unter und konnte die Beobachtung machen, daß die Tiere von den Eidechsen nicht bemerkt wurden, so lange sie sich in ihrer kataleptischen Akinese befanden, auch wenn die Eidechsen in ihre unmittelbarste Nähe kamen. Bewegten sie sich jedoch, so wurden sie sogleich angegriffen und gefressen. Und da nun die *Phyllien*, die ja in ihrem kataleptischen Verhalten von Licht unabhängig sind, am Tage viel häufiger sich bewegen als die Stabheuschrecken, so wurden sie auch früher entdeckt und gefressen als diese. Der Versuch zeigt sehr eindeutig, welche ökologische Bedeutung der Katalepsie zukommt, auch ist der Einwand ausgeschlossen, daß der Versuch nicht den natürlichen Verhältnissen gerecht werde, im Gegenteil, die wandelnden Blätter sind im Freien noch viel mehr geschützt, da sie ja nie in einem so engen Raum einer so großen Anzahl von Verfolgern ausgesetzt sind, wie in PLATES Versuchen.

11. Katalepsie bei anderen Insektenarten.

Kataleptische oder der Katalepsie nahe verwandte Erscheinungen sind für eine ganze Reihe von Insekten bekannt, wenn auch nur für eine geringe Zahl von ihnen eingehendere Untersuchungen vorliegen.

Zuweilen werden derartige Erscheinungen als „*Schlaf*“ der Insekten beschrieben [so z. B. HOFFMANN (15), S. 709 für die Küchenschabe oder FIEBRIG (6) für eine Reihe südamerikanischer Insekten], eine Bezeichnung, über deren Berechtigung sich heute noch nicht entscheiden läßt, da wir über die physiologischen Einzelheiten des Schlafes bei Insekten nur wenig wissen. Es wäre aber durchaus denkbar, daß die Katalepsie bei den Insekten physiologisch und ökologisch eine ähnliche Rolle spielt wie der Schlaf bei den Wirbeltieren. Doch geht es wohl nicht an, die Katalepsie nur dann als Schlaf zu bezeichnen, wenn sie spontan eintritt, bei experimenteller Auslösung aber eine andere Bezeichnung zu wählen, ein Weg, den RABAUD für die Beschreibung der Akinese von *Carausius morosus* eingeschlagen hat. Denn gerade an diesem Objekt läßt sich mit größter Deutlichkeit feststellen, daß spontane und künstlich ausgelöste Katalepsie identisch sind.

Eine vollständige Aufzählung der bisher bekannten Fälle von Katalepsie läßt sich nicht geben, da sie einmal zu umfangreich werden würde, und es sich dabei ferner zum größten Teil um eine Diskussion fraglicher Fälle handeln müßte, aus deren Beschreibung man nicht genau ersehen kann, ob es sich um Katalepsie handelt oder um irgendeinen anderen akinetischen Zustand. Ich beschränke mich daher auf eine allgemeine Übersicht:

Amauffallendsten sind kataleptische Erscheinungen bei den Phasmiden, während aus den übrigen Orthopterengruppen keine besonders typischen Beispiele dafür bekannt sind. Häufig findet sich Katalepsie dann wieder

bei den Hemipteren (25), ebenso bei den Coleopteren. Für die Hymenopteren sind mehrere „Schlafstellungen“, „Starrezustände“ bekannt, deren Beschreibung die Vermutung sehr nahe legt, daß es sich hier um Katalepsie handelt (BISCHOFF, FIEBRIG, STILLER). Doch sind die Erscheinungen noch nicht in dieser Richtung genau untersucht worden.

Auch aus den übrigen Insektengruppen sind mir reflektorische Akinesen in großer Zahl bekannt, über deren Zugehörigkeit zu den kataleptischen Erscheinungen sich zur Zeit noch nichts Näheres sagen läßt. Eine Übersicht über eine Reihe wissenschaftlich bereits mehr oder weniger gründlich untersuchter Fälle solcher Akinesen geben HOFFMANN (15) und RABAUD (22).

Es läßt sich jedenfalls schon heute sagen, daß Katalepsie und partielle Katalepsie *im Insektenreich weit verbreitet* sind und hier zu den auffallendsten Reflexerscheinungen gehören.

12. Die Schutzstellung.

Die Schutzstellung von *Phyllium* ist nicht wie die von *Carausius* stets für einen besonders hohen Grad von Katalepsie charakteristisch,

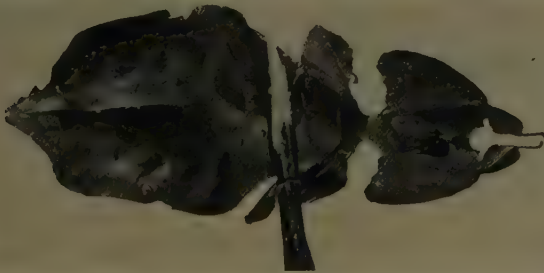


Abb. 13. *Phyllium*weibchen in ausgesprochener Schutzstellung an der Spitze eines Zweigstücks (etwas verkleinert).

vielmehr spielt bei ihrem Zustandekommen manchmal sicher noch eine *besondere Reizsituation* mit. Sie tritt nämlich besonders häufig dann ein, wenn das Tier beim Klettern an einem Gegenstande an dessen Spitze oder an dessen Rande angelangt ist und hier einige Zeit vergebliche Suchbewegungen ausgeführt hat. Die Schutzstellung wird in diesem Falle manchmal schon angenommen, bevor noch das Tier seine Bewegungen gänzlich eingestellt hat oder irgendwelche Katalepsiesymptome zeigt. Sie erscheint also hier als eine mitten in ihrem Ablauf „*erstarrte Suchbewegung*“. So zeigt Abb. 14a ein Tier, das beim Klettern an einer Glasscheibe längere Zeit vom Rande aus Suchbewegungen ausgeführt hat und nun, auch im bewegungslosen Zustand, die Vorderbeine noch nach vorne gestreckt hält. In Abb. 14b ist ein ebensolches Tier abgebildet, das, am Rande einer Glasscheibe angekommen, mit den Vorderbeinen

ein in der Nähe befindliches Holzstückchen zu erreichen suchte und mitten in seinen Suchbewegungen in Katalepsie verfiel.

Man findet auch sonst am häufigsten solche Tiere in Schutzstellung, die sich an den Enden von Zweigen oder an Blatträndern befinden, so daß man es vielfach ihrer Haltung nahezu ansehen kann, daß sie die Schutzstellung auf dem Wege über die Suchbewegung angenommen haben (dies gilt wohl auch für die Tiere Abb. 2, 6b).

Wenn nun auch, wie gesagt, die Schutzstellung keineswegs ein Charakteristikum für besonders starke

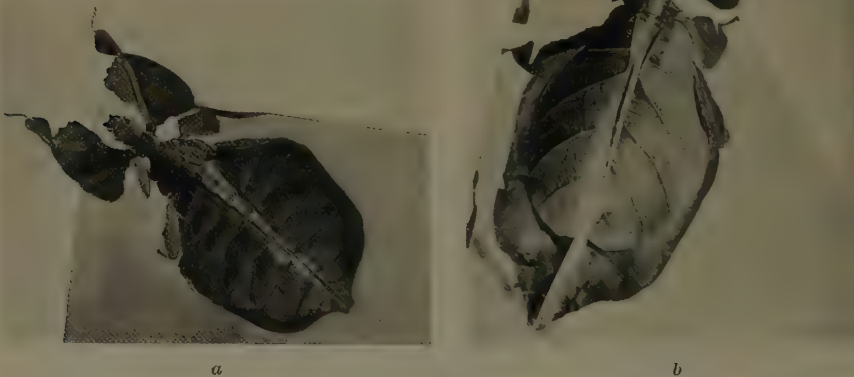


Abb. 14 a und b. Erstarrte Suchbewegungen von *Phyllium*. Zeitaufnahmen von 3 Sekunden Belichtungszeit.

Katalepsie darstellt, so zeigt sich doch zwischen beiden Erscheinungen eine gewisse Beziehung, nämlich ein keineswegs ständiges, aber doch relativ häufiges *Zusammentreffen*. Man kann also auch hier bei einem längere Zeit ruhig in Schutzstellung dasitzenden Tier mit einiger Sicherheit auf tiefe Katalepsie schließen. Eine derartige Beziehung tritt besonders stark dann in den Vordergrund, wenn unter Einfluß sinkender Temperatur die Neigung zur Katalepsie und zur Schutzstellung besonders stark steigt, wie dies im Abschnitt über Temperatureinflüsse besprochen wurde.

Auch hinsichtlich *individueller Verschiedenheit* gilt für die Schutzstellung dasselbe, wie für die anderen Katalepsieerscheinungen. Und zwar zeigen diejenigen Tiere, die besonders stark zu kataleptischem Verhalten neigen, auch besonders häufig die Schutzstellung.

Ob diese Schutzstellung primär zum Komplex der Katalepsieerscheinungen gehört oder eine von diesen an sich unabhängige Er-

scheinung ist, die *nur sekundär* sich mit ihnen verband, bleibt vorläufig eine offene Frage. Eine der von *Phyllium* ähnliche Schutzstellung ist bis jetzt außer von einer Anzahl nahe verwandter Phasmiden von einer Reihe von Hemipteren bekannt (25).

13. Die Schaukelbewegung bei *Phyllium* und anderen Insekten.

Bei *Phyllium* treten zwei Arten von Schaukelbewegung auf: Eine, bei welcher der Körper des Tieres seitlich schwingt und dabei stets seiner Ausgangslage parallel bleibt, wie dies in Abb. 13a dargestellt ist, und eine andere, bei der der Körper um einen etwa in der Mitte des Thorax liegenden Drehpunkt hin und her pendelt, wie Abb. 13b wiedergibt. Von diesen beiden Arten der Schwingung ist die erstere häufiger zu beobachten. Oft wechseln auch beide Arten in kurzen Zeitabständen einander ab und gehen in stetem Wechsel ineinander über. Daß die eine oder die andere Art des Schaukelns mit einer ihr spezifischen Reizsituation zusammenhängt, ließ sich nicht feststellen, vielmehr hat das Auftreten der einen oder der anderen mehr den Anschein der Zufälligkeit. Nur während der Ortsbewegung scheint die Häufigkeit der Art des Pendelns nach dem Typus von Abb. 13b etwas zuzunehmen.

Es ist nun die Frage zu diskutieren, ob die Schaukelbewegung eine *zum Katalepsi komplex hinzugehörige Erscheinung ist, oder eine von diesem unabhängige physiologische Eigentümlichkeit*. Die Lösung dieser Frage kann man von zwei Seiten aus in Angriff nehmen: Einmal, indem man gleiche und ähnliche Erscheinungen bei anderen Insekten untersucht und vergleicht, zweitens, indem man prüft, ob die Zentren dieser Schaukelbewegung, seien es nervöse oder hormonale, mit denen der Katalepsie zusammenfallen oder in Beziehung stehen. Es soll hier zunächst eine



Abb. 15 a und b. Schematische Darstellung der beiden am häufigsten bei *Phyllium* vorkommenden Schaukelbewegungsformen.

Übersicht über das Vorkommen von Schaukelbewegungen in den verschiedenen Insektengruppen gegeben werden, soweit uns derartige Erscheinungen aus der Literatur oder nach eigenen Beobachtungen bekannt sind, und dabei soll jeweils auf etwaige Beziehungen dieser Bewegungen zur Katalepsie eingegangen werden.

Am besten bekannt ist das Schaukeln von *Carausius morosus*. Bei diesem steht es allem Anschein nach in einer festen Beziehung zur Katalepsie, denn das Tier schaukelt vornehmlich und fast ausschließlich nur dann, wenn es aus dem beweglichen Zustand zur Katalepsie übergeht oder umgekehrt, ferner auch, wenn es in seiner Katalepsie von einem Reiz getroffen wird, der noch nicht stark genug ist, den völlig beweglichen Zustand hervorzurufen. Bei *Phyllium* ist die Annahme einer näheren Beziehung zwischen den beiden Erscheinungen nicht mehr so naheliegend, denn dieses Insekt schaukelt nicht nur bei Eintritt oder bei Aufhören der Katalepsie, sondern, wie bereits gesagt, während der Bewegung fast dauernd. Die Schaukelbewegung tritt hier also ohne festen Zusammenhang mit der Katalepsie auf.

Außer diesen Phasmiden habe ich noch drei Mantidenarten auf die Beziehungen zwischen Katalepsie und Schaukelbewegung hin untersucht. Es handelte sich um eine erwachsene *Mantis religiosa* L., eine Anzahl Larven von *Sphodromantis bioculata* THUNB. und *Empusa egea* CHARP. Alle drei Arten zeigen sehr deutliche Schaukelbewegungen, am häufigsten waren diese bei den *Empusa*-Larven zu beobachten, während sie bei der erwachsenen *Mantis* nur selten vorkamen. Dagegen ist es mir nicht gelungen, bei diesen Mantiden irgendwelche kataleptischen Zustände auszulösen, soviel ich auch die sonst bei Insekten zur Auslösung derartiger Erscheinungen geeigneten Reize auf die Tiere einwirken ließ. Ebenso wenig konnte ich durch längere Beobachtungen das spontane Eintreten irgendwelcher Katalepsiesymptome feststellen. Lange Akinesen sind ja für die Mantiden sehr charakteristisch, bilden sie doch die Vorbedingung für den eigentümlichen Beutefang dieser Tiere, von dem noch später die Rede sein wird. Doch sind diese Akinesen keineswegs kataleptische, die Tiere verfolgen das Herannahen eines Gegenstandes mit den Augen, ergreifen gegebenenfalls sofort die Flucht, sind gegen jeden mechanischen Reiz sehr empfindlich, und eine *Flexibilitas cerea* ist nicht im geringsten vorhanden.

Auch eine künstliche Akinese in Rückenlage ließ sich dadurch auflösen, daß ich die Tiere in dieser Lage festhielt, eine Zeitlang ihre Abwehr- und Umdrehbewegungen unterdrückte und nach deren Aufhören vorsichtig die Pinzette oder den Glasstab, den ich zu diesem Versuch verwandte, von dem Tier abhob und langsam entfernte. Derartige Akinesen dauerten bis zu $2\frac{1}{2}$ Min., doch war auch bei ihnen ebensowenig wie bei der spontanen Lauerstellung irgendein Katalepsiesymptom zu bemerken. Die Tiere folgten jeder Bewegung mit den Augen, sprangen

bei der leisesten Berührung auf die Füße und ergriffen die Flucht, sofern sie dies nicht schon bei der Annäherung eines Gegenstandes taten.

Die Reaktion auf den leisesten mechanischen Reiz trat auch dann ein, wenn das Mitwirken optischer Reize dabei ausgeschaltet wurde. Letzteres geschah in der Weise, daß ich, während ich das Versuchstier in Rückenlage festhielt, senkrecht über seinen Prothorax eine Pappscheibe hielt, die am Rande mit einer Einbuchtung versehen war, gerade groß genug, daß die Pappe den Körper des Tieres nirgends berührte. War dann Bewegungslosigkeit eingetreten und hatte ich die festhaltende Pinzette entfernt, so konnte ich das Tier an seinen Mittel- oder Hinterbeinen reizen, ohne daß die Annäherung meiner Hand vorher von ihm wahrgenommen werden konnte. Auch bei dieser Versuchsanordnung reagierten die Versuchstiere stets schon auf leise Berührung.

Bei der erwachsenen *Mantis*, mit der ich experimentierte, kam gelegentlich noch eine spontane Akinese in Rückenlage vor, die man als eine Art Abwehrstellung ansehen muß. Wenn ich das Tier mit der Hand festhielt und dann etwa aus 10—20 cm Höhe auf den Tisch springen ließ, so blieb es manchmal auf diesem in direkter oder in etwas nach der Seite geneigter Rückenlage liegen (ob diese Lage aktiv oder passiv von ihm eingenommen wurde, konnte ich nicht feststellen). Es fixierte dann meine Hand mit den Augen, folgte durch Drehen des Kopfes jeder Bewegung und begann, sobald ich ihm einen Gegenstand auf Reichweite näherte, in der Rückenlage mit den Fangbeinen wütend auf diesen loszuschlagen. Zuweilen führte es dazu noch mit den anderen Beinpaaren Abstoßbewegungen aus. Wurde diese Reizung mit einem Gegenstand länger fortgesetzt, so sprang es plötzlich auf die Füße und ergriff die Flucht. Die Rückenlage des Tieres ließ sich über mehrere Minuten hinziehen, wenn ich es dauernd durch einen in einiger Entfernung bewegten Gegenstand in Aufmerksamkeit hielt, entfernte ich diesen Gegenstand jedoch aus seinem Gesichtsfeld, so drehte es sich unverzüglich in seine Normallage zurück.

Ich habe die Akinesen der Mantiden, mit denen ich mich längere Zeit beschäftigte, hier etwas ausführlicher besprochen, um zu zeigen, daß diese mit der Katalepsie der Phasmiden nur außerordentlich wenig gemeinsam haben, also auch nicht als partielle Katalepsieerscheinungen aufgefaßt werden können.

Die Schaukelbewegung tritt hier also vollkommen getrennt von jeder kataleptischen Erscheinung auf.

Eine Schaukelbewegung zeigt sich ferner auch bei *Spannerraupen*, z. B. sieht man sie bei *Angerona prunaria* L. etwa ebenso häufig wie bei *Phyllium*. Die Raupe schaukelt sowohl bei langsamer Fortbewegung wie auch dann, wenn sie sich anschickt, ihre bekannte Starrestellung anzunehmen, in der sie ihren Körper schräg von der Unterlage fortstreckt und dadurch einem kleinen Zweig täuschend ähnlich wird. So bekannt

diese Starrehaltung im Zusammenhang mit ihrer mimetischen Wirkung auch ist, sie ist meines Wissens in ihren physiologischen Zusammenhängen noch nicht eingehender untersucht worden¹. v. BUDDENBROCK, der den Zustand der Muskulatur des kataleptischen *Carausius* untersuchte (4), ist der Ansicht, daß man aus der Biologie der Spannerraupen mit großer Wahrscheinlichkeit auf das Vorkommen ähnlicher Zustände bei diesen schließen kann. Es handelt sich also wahrscheinlich um totale oder partielle Katalepsie. Eine *Flexibilitas cerea* des Raupenkörpers während der Starrehaltung ist bei *Angerona prunaria* sehr oft zu beobachten.

Sehr heftige, schnelle und ruckartige seitliche Schaukelbewegungen treten bei *Periplaneta americana* auf, und zwar sind diese vornehmlich dann zu beobachten, wenn man die Tiere einige Zeit in ihrem Behälter umherschleicht und dadurch in höchste Aktivität versetzt.

Bei den Weibchen von *Hydrometra* beobachtete ich gelegentlich ein Schaukeln während der Copula. Die Tiere schaukelten in einer Weise, die der auf Abb. 15b dargestellten von *Phyllium* sehr ähnlich sieht, doch führte ihr Abdomen dabei nicht Schwingungen in einer horizontalen Ebene aus, sondern beschrieb einen nach dorsal offenen Teil eines Kegelmantels. Das Männchen wurde dabei passiv mitbewegt.

Auch bei südamerikanischen Triatomiden (Hemipteren) konnte A. HASE (11) ein Schaukeln während der Copula beobachten, doch schaukeln hier im Gegensatz zu dem vorhergehenden Fall die Männchen: „Sind die Geschlechtspartner... mit den Geschlechtsorganen fest verankert, so führt das Männchen langsame seitliche Schaukelbewegungen mit dem ganzen Körper aus, unter gleichzeitigem Schlagen der Fühler.“

HASE fand bei seinen Untersuchungen des marinen Käfers *Ochthebius quadricollis* MULSANT, daß dessen im Wasser lebende Larven ebenfalls ein Pendeln des Körpers zeigen. Der Autor nimmt an, daß diese Pendelbewegungen vielleicht in irgendwelchen Beziehungen zur Atemtätigkeit stehen, doch ist ihm Näheres darüber nicht bekannt. Es ließen sich bei der Larve zwei verschiedene Arten der Pendelbewegung beobachten, von denen die eine der auf Abb. 15b dargestellten von *Phyllium* völlig gleicht.

Eine Schaukelbewegung findet sich auch, wie ich beobachten konnte, bei den Imagines der Schnake *Tipula paludosa* MEIG., ebenso bei der Wintermücke *Trichocera hiemalis* D. G.², doch ist sie bei diesen Dipteren im Vergleich zu den bisher behandelten Formen nur leise angedeutet und ist auch nicht allzu oft zu beobachten.

Schließlich kommen Schaukelbewegungen auch außerhalb des Insektenstammes vor. Ob sie dann noch mit denen der Insekten in irgendeine

¹ Daraufhin gehende Untersuchungen werden demnächst hier in Angriff genommen werden.

² Für einen Hinweis auf das Vorkommen von Schaukelbewegungen bei *Dipteren* danke ich Herrn Prof. BISCHOFF, Berlin.

Parallele zu bringen sind, bleibt zunächst noch völlig fraglich. Ihr Auftreten sei hier nur der Vollständigkeit halber erwähnt:

So konnte ich ein Schaukeln in sehr ausgeprägter und augenfälliger Form an Strandkrabben (*Carcinus maenas*) beobachten, die im Berliner Aquarium gehalten wurden. Und zwar schaukeln diese Krabben besonders dann, wenn sie einander begegnen oder bei schneller Fortbewegung für einige Zeit innehalten. Das Schaukeln ist hier also anscheinend der Ausdruck eines besonderen Erregungszustandes¹.

Schaukelbewegungen beobachtete ich auch bei der Strickerspinne *Tetragnata solandrii* Scop., und zwar hier im Zusammenhang mit dem Annehmen einer an die von *Carausius* erinnernden Schutzstellung. Nähere Angaben hierüber sollen in einer besonderen Abhandlung demnächst folgen.

Ferner kommt eine Schaukelbewegung sogar bei Vögeln vor, und ist hier von HEINROTH für den *Ziegenmelker* beschrieben worden: „Zu dem Farben- und Gestaltschutze kommt noch etwas, das man Bewegungsschutz nennen könnte, wenn man nicht gerade von einer Bewegungsmimikry sprechen will. Beabsichtigt der Ziegenmelker bei Tage ein Stückchen zu laufen, so pflegt er zunächst eigentümlich seitliche Pendelbewegungen zu machen, dann kriechend fortzuschleichen und sich schließlich wieder in die Ruhelage zurückzupendeln, wie es das bekannte wandelnde Blatt (*Phyllium*) auch tut. Die Vorwärtsbewegung, durch die sich das Tier so leicht verrät, wird hier durch eine zufällig aussehende seitliche gewissermaßen vertuscht, es sieht also aus, als würde ein dürres Blatt oder etwas Ähnliches vom Winde hin und her bewegt, und man merkt dabei nicht, daß es auch rückwärts kommt. In der Nacht trippeln alte und junge Ziegenmelker ohne diese Umständlichkeiten recht gewandt und ziemlich schnell umher.“

Anmerkung bei der Korrektur: Auch für die amerikanische Rohrdommel liegen ähnliche Angaben vor. „Nach BAROWS bewegt sich die amerikanische Rohrdommel, sobald das umgebende Röhrchen im Winde schwankt, schaukelnd hin und her und wird dadurch fast unsichtbar. Vermutlich dient auch hier das optische Bild der nachgeahmten Bewegung als zeitlich auslösenden Reiz“ (nach OTTO ZUR STRASSEN: Die Zweckmäßigkeit, in CHUN und JOHANNSEN: Allgemeine Biologie, Leipzig und Berlin 1915).

Ein Symptom für bestehende Katalepsie ist die Schaukelbewegung nicht, denn, wie wir sahen, tritt sie bei Formen auf, für die uns kataleptische Zustände irgendwelcher Art nicht bekannt sind. Ferner zeigt sie sich bei den zur Katalepsie fähigen Insekten auch nur dann, wenn diese sich *im nicht kataleptischen Zustande* befinden. Trotzdem wäre die Möglichkeit denkbar, daß die Schaukelbewegung mit der Katalepsie in ursächlichem Zusammenhang steht: Es könnte durch die Katalepsie die Bewegungsmuskulatur oder ihr nervöses Zentrum in einen Zustand geraten, der später, wenn die Katalepsie aufgehoben wird, dieses Schaukeln bedingt (möglich bei Phasmiden und Geometridenraupen). Vielleicht

¹ Es handelt sich nur um gelegentliche kurze Beobachtungen.

wäre dazu gar nicht einmal vorhergehende Katalepsie nötig, sondern nur lange Bewegungslosigkeit in einer Muskelarbeit — sei es mit oder ohne Heraufsetzung des Energieverbrauchs — erfordernden Stellung, eine Annahme, die dann auch das Schaukeln der Mantiden erklären könnte.

Doch lehren die übrigen Fälle, daß auch ohne eine derartige vorhergehende Akinese eine Schaukelbewegung auftreten kann. Auch müßte man erwarten, daß bei den Arten, die sowohl Katalepsie wie Schaukelbewegung zeigen, diese beiden Zustände in bestimmter Reihenfolge auftreten oder sonstwie ein gegenseitiges Bedingtsein zeigen. Doch ließ sich eine derartige Beziehung trotz aller darauf verwandten Aufmerksamkeit weder bei *Phyllium* noch bei den drei von mir untersuchten Mantiden feststellen, sondern nur bei *Carausius* scheint sie zu bestehen. Irgendein näherer Zusammenhang zwischen Schaukeln und Katalepsie tritt also bei einer Übersicht über die in den verschiedenen Insektengruppen auftretenden Schaukelbewegungen nicht zutage.

Der andere Weg, den man zur Untersuchung der Beziehungen zwischen Katalepsie und Schaukelbewegung einschlagen kann, ist der, nachzuprüfen, wie weit beide Erscheinungen in ihren zentralen Vorgängen übereinstimmen. Die Frage nach dem Zentrum der Katalepsie ist für *Carausius* genauer untersucht worden (25, S. 640), und zwar zeigte sich, daß dieses Zentrum ein nervöses ist und in bestimmten Teilen des Protocerebrums, aller Wahrscheinlichkeit nach im Zentralkörper liegt, also jedenfalls im Oberschlundganglion. Es galt also festzustellen, ob die Schaukelbewegung bei Entfernung des Oberschlundganglions erhalten bleibt oder nicht.

Ich untersuchte dies außer bei *Phyllium* auch bei der schon genannten Mantide *Empusa egea*. Zunächst konnte ich darauf hin gerichtete Beobachtungen an einem durch Kannibalismus verstümmelten Tier anstellen, dem von einem Artgenossen der Thorax kurz hinter dem ersten Beinpaar durchbissen worden war. Das Hinterstück, das ich durch Einbringen in wasserdampfgesättigte Luft noch drei Tage am Leben erhalten konnte, reagierte auch auf nur schwache mechanische Reize mit lebhaftem Zappeln der Beine und Bewegung des Abdomens. Koordinierte Ortsbewegungen konnte es jedoch nicht mehr ausführen, drehte sich aber aus der Rückenlage stets in die Normalhaltung zurück.

Dieses Hinterstück zeigte nun zuweilen sehr deutlich ein rhythmisches Heben und Senken des Körpers, etwa in der Art, wie ich dies für den Wasserläufer *Hydrometra* beschrieben habe (25, S. 653). Dieses Heben und Senken des Körpers, bei dem die Beine im Kniegelenk eingeknickt werden, ist auch beim normalen Tier neben seiner eigentlichen Schaukelbewegung zu beobachten. Das eigentliche Pendeln nach seitwärts wurde bei der verstümmelten *Empusa* nur angedeutet, war aber deutlich als solches zu erkennen.

Ganz dasselbe Verhalten konnte ich auch an zwei Tieren beobachten, die ich durch einen Schnitt an der Grenze von Kopf und Prothorax dekapitierte. Das Auftreten der Schaukelbewegung ist also bei *Empusa* nicht an das Vorhandensein des Oberschlundganglions gebunden.

Bei *Phyllium* führte ich zur Verfolgung der Frage nach dem Zentrum der Schaukelbewegung keine Dekapitation aus, sondern *extirpierte* das

Oberschlundganglion. Es war so möglich, das operierte Tier längere Zeit am Leben zu halten und seine Reflexe zu beobachten, als dies bei einer Dekapitation geschehen kann.

Zur Operation wurde das Tier mit Äther narkotisiert. Die obere Chitindecke des Kopfes wurde durch einen Schnitt quer durch den Hinterkopf und zwei Längsschnitte an den Seiten losgelöst und nach vorne übergeklappt (dieselbe Technik wandte ich auch bei Operationen am Oberschlundganglion von *Carausius* an: 25, S. 614, Abb. 21a). Mit einer Schere wurden dann die Lobi optici und die Schlundkonnektive durchschnitten und das Oberschlundganglion entfernt. Durch mikroskopische Untersuchung des exstirpierten Gehirns wurde die Vollständigkeit der Operation festgestellt.

Das operierte Tier hielt sich in einem Behälter mit annähernd wasserdampf-gesättigter Luft noch längere Zeit bei voller Mobilität, im Maximum bei meinen Versuchen 7 Tage.

Sobald sich das Tier aus der Narkose erholt, zeigt es sehr starke Reizempfindlichkeit. Auf einen leisen Anstoß hin geht es zur Bewegung über, die zwar nie die Lebhaftigkeit erreicht wie zuweilen beim normalen Tier, dagegen außerordentlich lange andauert. Eine ähnliche hemmungslose Bewegung, die nach Enthirnen oder Dekapitation eintritt, ist ja auch bei anderen Insekten bekannt. Auch nach der Operation bleibt die Fähigkeit zur koordinierten Schreitbewegung erhalten, da ja ihr Zentrum, das Unterschlundganglion, nicht verletzt worden ist. Dagegen fallen die kataleptischen Erscheinungen aus: *Flexibilitas cerea*, heraufgesetzten Muskeltonus und eine Herabsetzung der Reizempfindlichkeit konnte ich nie beobachten. Das operierte Tier führt gelegentlich Suchbewegungen mit den Vorderbeinen aus und hält dann auch zuweilen die Vorderbeine in einer an die Schutzstellung erinnernde Stellung still, doch ohne daß an diesen *Flexibilitas cerea* und heraufgesetzter Muskeltonus festzustellen ist.

Man kann nun *auch bei dem enthirnten Tier* zuweilen *deutliche Schaukelbewegungen* beobachten, und zwar führt es diese meist während langsamer Ortsbewegung aus, seltener auf einer Stelle. Doch weicht diese Schaukelbewegung etwas von der des normalen Tieres ab: Einmal tritt sie viel seltener auf, und außerdem ist die Häufigkeit der verschiedenen Arten des Schaukelns eine andere. Am häufigsten sieht man ein *Vor- und Zurückpendeln* des Tieres in der Richtung seiner Längsachse, eine Bewegung, die ich beim nicht operierten Tier nie in dieser Form beobachten konnte.

Man könnte sich allenfalls vorstellen, daß dieses Vor- und Zurückpendeln eine Komponente der in Abb. 15b dargestellten Schaukelbewegung ist, daß die letztere sich aus einem gleichzeitigen Vor-, Zurück- und Seitwärtspendeln zusammensetzt. Doch wäre dann das in diesem Schaukeln als Teilbewegung enthalten gedachte Vor- und Zurückpendeln bei einem normalen Tier nie so stark, von so weitem Aus-schlag, wie man es bei seinem nun also unabhängigen Auftreten beim enthirnten Tier beobachten kann.

Auch beim hirnlosen Tier tritt ferner, wenn auch nicht so häufig wie sonst, die in Abb. 15a dargestellte Schaukelbewegung auf. Doch

besteht sie hier meistens nur aus einem 2—3maligen Hin- und Herpendeln, ist nie so kräftig und anhaltend wie häufig beim nicht operierten Tier. Ein Pendeln, bei dem vorderer und hinterer Körperabschnitt nach entgegengesetzten Richtungen ausschlagen (wie bei Abb. 15b), habe ich am enthirnten Tier nie beobachten können.

Ein Hin- und Herschaukeln des Tieres ist zum Teil auch durch die Art seiner Schreitbewegung bedingt. Denn da die als Zugbeine wirkenden Vorderbeine seitwärts gerichtet sind und wegen ihrer Verbreiterungen beim Vorgreifen nicht direkt vor dem Körper des Tieres ansetzen, sondern beim Festkrallen an der Unterlage meist in einem Winkel von etwa 30—50° von der Körperlängsachse abstehen, so wird beim Nachziehen des Körpers dieser nicht geradeaus vorwärts bewegt, sondern stets etwas nach der Seite des arbeitenden Beines hinübergezogen. Das so durch die Schreitbewegung entstehende langsame Hin- und Herschwanen des Körpers ist bei der langsamen Ortsbewegung des enthirnten Tieres besonders auffallend und erschwert das Erkennen einer eigentlichen Schaukelbewegung sehr.

Jedenfalls zeigt das enthirnte Tier Bewegungen, die mit dem Schaukeln des normalen Tieres sicher zu identifizieren sind, und wenn diese Schaukelbewegung sich beim hirnlosen *Phyllium* nicht ganz in so auffallender Weise zeigt, wie beim nicht operierten, so muß auch in Betracht gezogen werden, daß wir ja nicht allein den Fortfall der nervösen Funktionen des Oberschlundganglions, sondern auch die allgemein schwächende Wirkung der Operation — und ein sehr schwerer Eingriff ist die Exstirpation des Hauptnervenzentrums bestimmt, zumal sie mit etwas Blutverlust verbunden ist und den Fortfall der Nahrungsaufnahme mit sich bringt — an dem Versuchstier beobachten.

Es folgt aus dieser Beobachtung, daß sich die zentralen Vorgänge der Schaukelbewegung nicht — oder wenigstens nicht allein — im Oberschlundganglion abspielen. *Katalepsie und Schaukelbewegung sind also in der Lokalisation ihrer Zentren verschieden.*

Wir finden, daß einmal die Schaukelbewegung bei einer Reihe von Insektenarten vorkommt, die allem Anschein nach die Fähigkeit zur Katalepsie nicht besitzen¹, und daß andererseits bei *Phyllium*, wo beide Erscheinungen — jedoch zeitlich getrennt — auftreten, ihre nervösen Zentren verschieden sind. Diese Tatsachen erlauben es uns schon, einige begründete Vermutungen über die Phylognese der beiden Erscheinungen auszusprechen:

Da Schaukelbewegung und Katalepsie, wie wir gesehen haben, in der Mehrzahl der uns bekannten Fälle für sich allein auftreten, ohne daß

¹ Es ist meiner Meinung nach stets gewagt, für eine Insektenart die Behauptung aufzustellen, Katalepsie oder ein ihr verwandter Zustand käme bei ihr nicht vor. Denn die Reize, die einen derartigen Zustand auslösen, sind so verschiedenartig und oft spezialisiert, daß man das Vorkommen kataleptischer Erscheinungen häufiger zufällig entdeckt, als durch planmäßiges Experimentieren und Beobachten. Außerdem gibt es gerade hier außerordentlich starke individuelle Verschiedenheiten, und man ist nie sicher, ob man nicht zufällig gerade mit Versuchstieren arbeitet, die sich von ihren Artgenossen durch besonders geringe Katalepsiedisposition unterscheiden.

sich irgendeine Andeutung dafür finden läßt, daß die eine von beiden Erscheinungen bei der betreffenden Art nachträglich rückgebildet wurde, und da beide bei dem hier genauer untersuchten wandelnden Blatt, obwohl sie gemeinsam vorkommen, in keiner näheren Beziehung stehen, so liegt die Annahme nahe, daß diese beiden Erscheinungen überhaupt *nicht ursprünglich zusammengehören*, sondern daß sie bei den Phasmiden zusammengetreten sind, wie sich eben auch sonst Merkmale kombinieren. Meine Vermutung, daß bei *Carausius*, der ja die Schaukelbewegung fast ausschließlich vor Beginn und nach Aufhören des Katalepsiezustandes zeigt, diese Verknüpfung beider Erscheinungen etwas Sekundäres sei (25, S. 646), gewinnt durch einen Vergleich mit den Befunden bei *Phyllium* und den anderen hier behandelten Insekten eine recht hohe Wahrscheinlichkeit. Wir sind also wohl nicht berechtigt, die Schaukelbewegung unter die kataleptischen Erscheinungen einzuordnen.

Über die ökologische Bedeutung der Schaukelbewegung bei *Phyllium* läßt sich zur Zeit noch nichts Sicheres sagen. Will man hier wieder, wie wir dies bereits für die visuelle Anpassung allgemein getan haben, von dem Eindruck ausgehen, den diese Erscheinung auf den Beschauer macht, so kommt man hier zu einem ganz anderen Resultat: Solange sich die wandelnden Blätter bewegungslos verhalten, können wir sie in einer Umgebung von Laubblättern nur äußerst schwer entdecken. Beginnt aber ein Tier mit seiner Schaukelbewegung, so wird es dadurch jedenfalls für den menschlichen Beobachter außerordentlich auffällig. Die mimetische Wirkung der Form des Tieres wird aufgehoben, da doch sein Verhalten von dem der umgebenden Blätter recht erheblich abweicht. Der Annahme einer Bedeutung dieser Schaukelbewegung im Sinne einer „*Windmimikry*“, einer Möglichkeit, das schaukelnde Tier mit einem vom Winde bewegten Blatt zu verwechseln, muß man schon auf diesen subjektiven Eindruck hin einige Bedenken entgegenbringen. Auch wäre die aktive Schaukelbewegung des Tieres für das Zustandekommen einer täuschenden Ähnlichkeit mit einem im Winde schaukelnden Blatte gar nicht nötig, da das Tier ja ebenso wie die Blätter in einer in mimetischer Hinsicht ausreichenden Weise passiv bewegt wird. Die Schaukelbewegung ist auch keine spezifische Reaktion auf stärkere Luftströmung, worauf ich bereits verwiesen habe (25). Selbst wenn man sorgfältig jeden Luftzug von den Tieren fernhält, schaukeln sie, durch irgendwelche Reize in Bewegung versetzt, nicht weniger lebhaft und andauernd, als wenn man sie durch Anblasen oder einen sonstwie erzeugten Luftstrom zur Bewegung veranlaßt.

Man kann allgemein sagen, daß die Schaukelbewegung *gegenüber dem bewegungslosen Zustand in mimetischer Hinsicht das Ungünstigere* ist. Anders liegen die Dinge bei einem Vergleich dieses Schaukelns mit der geradlinigen Fortbewegung. Während die letztere die *typische Bewegungsform der Tiere* ist, kann ein Hin- und Herpendeln als *charakteristische Bewegungs-*

form pflanzlicher Organismen angesehen werden. Wenn also ein wandelndes Blatt, wie dies meist geschieht, seine Ortsbewegung unter dauerndem Schaukeln ausführt, so verdeckt es damit die ihm eigentlich zukommende tierische Bewegung durch eine pflanzliche, ein Umstand, für den eine Bedeutung bei der Blattmimese immerhin denkbar wäre.

Wie sich Tiere nun tatsächlich dieser Schaukelbewegung gegenüber verhalten, habe ich bei *Phyllium* experimentell nicht nachgeprüft. Auch hätten derartige Versuche mit insektenfressenden Tieren, etwa von der Art, wie PLATE sie auf Ceylon hinsichtlich der Katalepsie anstellte, hinsichtlich der Schaukelbewegung von *Phyllium* kaum zum Ziele führen können, denn um die ökologische Bedeutung der Schaukelbewegung zu erkennen, müßte man wohl auch zum Vergleich Gelegenheit haben, die Tiere in einer andersartigen Bewegung — also etwa in einer geradlinigen — beobachten zu können. Dieses ist aber bei *Phyllium* kaum möglich, da fast jede seiner Bewegungen mit einem Schaukeln verbunden ist.

Eine Beobachtung an den bereits erwähnten Mantiden ergab kein klares Bild über eine etwaige ökologische Bedeutung dieser Erscheinung. Es interessiert hier in erster Linie das Verhalten der Beutetiere, denen diese räuberischen Insekten nachstellen. *Empusa* wie auch *Mantis* erbeuten in der Regel ihre Futterinsekten in der Weise, daß sie ihnen in völlig bewegungslosem Zustand auflauern und sie mit einem Schlag der Fangbeine erhaschen, sobald sie sich bis auf Reichweite genähert haben. Nur außerordentlich selten nähert sich die Fangheuschrecke selbst dem Beutetier. Ob die Schaukelbewegung den Mantiden den Beutefang erleichtert oder in dieser Hinsicht bedeutungslos oder gar hinderlich ist, suchte ich aus dem Verhalten von Stubenfliegen gegenüber derartigen Bewegungen bei älteren Larven von *Empusa egea* zu erkennen. Befand sich eine Stubenfliege in der Nähe einer *Empusa*-Larve, so flog sie in der Regel fort, sobald diese mit ihren Schaukelbewegungen begann, besonders dann, wenn bei diesem Schaukeln Zweige oder Blätter, auf denen die Larve saß, in Mitschwingung gerieten. Andererseits unterließen die *Empusa*-Larven stets jede Schaukelbewegung, sobald sie ein heran-nahendes Insekt bemerkt und in der für Mantiden typischen Weise mit den Augen fixiert hatten, so daß beim Fangakt selbst, jedenfalls dann, wenn das Beutetier herankam, nie eine Schaukelbewegung zu beobachten war. Nur in ganz wenigen Fällen, nämlich dann, wenn ein in das Gesichtsfeld der *Empusa* gekommenes Insekt sich außer Reichweite ihrer Fangbeine niedersetzte, konnte ich beobachten, daß sich die Larve ihrem Beutetier näherte, und hierbei wurden dann auch leichte Schaukelbewegungen ausgeführt. Meistens reagierten in diesem Falle die Fliegen nicht auf diese Bewegung und wurden gefangen. Doch war die Vorwärtsbewegung wie das Schaukeln der *Empusa*-Larven bei dieser Annäherung stets derartig langsam, gleichförmig und unauffällig, daß man nicht gerade auf eine

besondere Rolle der Schaukelbewegung bei diesem Heranpirschen an die Beute schließen muß. Auch wenn ich einer ruhig dasitzenden Stubenfliege ein Stockstückchen, das in Größe, Form und Farbe einer *Empusa*-Larve entsprach, näherte, und bei dieser Annäherung etwa die gleiche Geschwindigkeit einhielt wie die anschleichende *Empusa*, so ergriff die Fliege in den meisten Fällen erst dann die Flucht, wenn ich sie direkt mit dem Stäbchen berührte. Dies sowohl bei geradliniger Bewegung wie auch dann, wenn ich mit dem Zweigstück eine dem Schaukeln von *Empusa* entsprechende Bewegung beschrieb.

Ob also der Schaukelbewegung ein bestimmter mimetischer Nutzen zukommt, ist zur Zeit noch fraglich. Ein nachweisbarer ökologischer Nutzen ist ja auch für die Entstehung dieser Erscheinung nicht eine notwendige Voraussetzung, denn einmal können ja derartige physiologische Besonderheiten vielleicht eine *phylogenetische Reminiszenz* darstellen, also unter anderen als den heutigen Außenbedingungen ihrem Träger recht beträchtliche Vorteile gewährt haben, andererseits wissen wir ja auch, daß Mutationen, wie eine oder mehrere solche auch für das Entstehen der Schaukelbewegung anzunehmen sind, nicht unbedingt etwas Zweckmäßiges darstellen müssen, daß sie zufällig, final ungerichtet sind, und daß sich auch ein biologisch völlig wertloser Mutationscharakter erhalten kann, wenn er nur für seinen Träger nicht gerade einen stark ins Gewicht fallenden oder nicht kompensierbaren Schaden mit sich bringt.

Auf die Möglichkeit einer bewegungsphysiologischen Bedeutung der Schaukelbewegung ist im ersten Teil dieses Abschnittes bereits hingewiesen worden.

14. Die Abdomeneinkrümmung bei Phasmiden und anderen Insekten.

Die Einkrümmung des Abdomens steht bei den Phasmiden nach unseren bisherigen Erfahrungen nicht in einem besonderen Zusammenhang mit der Katalepsie, sie sei hier nur der Vollständigkeit halber als eine der auffallenden und dem Beobachter zunächst sonderbar erscheinenden Eigentümlichkeiten von *Phyllium* miterwähnt.

Man beobachtet diese dorsalwärts gerichtete Einkrümmung des blattförmigen Abdomens (Abb. 16) häufiger an beweglichen Tieren als an kataleptischen. Bei *Carausius* ist sie während der Katalepsie sogar recht selten, bei *Phyllium* dagegen zeigt sie sich auch am kataleptischen Tier meist dann, wenn es mit abwärts gerichteter Dorsalseite sich unter einem Blatt oder anderen Gegenstand festhält, aber auch, nur nicht so häufig, bei jeder anderen Lage des kataleptischen Tieres. Beim erwachsenen Männchen fällt sie fort, die wohl ausgebildeten Flügel liegen bei ihm dem Abdomen eng an, so daß eine dorsal gerichtete Einkrümmung gar nicht möglich wäre. Ebenso tritt die Abdomeneinkrümmung bei der weiblichen Imago stark zurück, sie wird vielmehr nur leicht angedeutet. Bei den Larven aller Stadien geht diese Einkrümmung des Abdomens jedoch gar nicht selten so weit, daß die Spitze des Hinterleibes den Kopf des Tieres

in der Nackengegend berührt oder gar über den Kopf nach vorne herausragt.

Was die physiologische und ökologische Bedeutung dieser Abdomeneinkrümmung anbetrifft, so liegen hier mehrere Vermutungen nahe.



Abb. 16. Abdomeneinkrümmung bei *Phyllium*.
Männliche Larve des letzten Stadiums.

Zunächst *erleichtert* die Einkrümmung bedeutend *das Tragen bzw. das Hochhalten des Hinterleibes*. Bei waagrecht ausgestrecktem Abdomen muß nämlich dessen Last infolge der ungünstigen Hebelwirkung — der Hinterleib stellt einen einseitigen Hebel dar — durch starke Muskelanspannung in dieser Lage gehalten werden, während bei seiner Einkrümmung, die ja die wirksame Länge des Hebelarms be-

deutend verringert, eine weit kleinere Kraft schon ausreicht, das Abdomen erhoben zu halten. So wird also bei der Abdomeneinkrümmung der zum Tragen dieses Körperteils nötige Energieverbrauch bedeutend



Abb. 17. Abdomeneinkrümmung bei einer Larve von *Eurynema goliath* ($\frac{1}{2}$ nat. Größe).

herabgesetzt, ein Umstand, der im Stoffwechselhaushalt des Tieres schon eine Rolle spielen könnte.

Mehr noch als bei *Phyllium* muß die Einkrümmung des Abdomens bei den stabförmigen Phasmiden (z. B. *Eurynema goliath*, Abb. 17) das Tragen dieses Körperteils erleichtern, denn bei der ungewöhnlichen Länge des Hinterleibes würde es wegen der ungünstigen Hebelwirkung einen sehr hohen Kraftaufwand erfordern, diesen gerade ausgestreckt zu halten.

Einen weiteren Vorteil bietet diese Einkrümmung des Abdomens dadurch, daß sie bei einem Herabfallen des Tieres bewirkt, daß dieses mit der Unterseite nach unten zu Boden fällt. Dies beruht darauf, daß ein länglicher gekrümmter Körper sich beim freien Fall stets so einstellt, daß die Konvexeite nach unten zeigt. Bei dieser Einstellung wirkt auch noch eine besondere Haltung der Extremitäten mit, die zusammen mit der Abdomeneinkrümmung von v. BUDDENBROCK und H. FRIEDRICH an *Carausius* näher untersucht worden ist. Beide Stellungen, sowohl die der Beine wie die des Abdomens werden bei *Carausius* reflektorisch durch das Herabfallen ausgelöst und deshalb zusammen als „*Flughaltung*“ bezeichnet (vgl. Abschnitt über das Fliegen der *Phyllium*-♂♂).



Abb. 18. Phylliumlarve mit über den Thorax geklapptem Abdomen.

Schließlich kann die ökologische Bedeutung der Abdomeneinkrümmung noch in einer *mimetischen Wirkung* bestehen: Wenn das Abdomen so weit nach vorn über den Thorax gelegt wird, daß die Abdomenspitze über den Kopf ragt, so verdeckt es den Thorax wie Mittel- und Hinterbeine vollkommen, nur die Vorderbeine ragen etwas hervor. Man sieht also in der Aufsicht von dem Tier weiter nichts, als eine einheitlich glatte Fläche, die Unterseite des Abdomens. Abb. 19 zeigt ein Tier mit stark nach vorne übergebogenem Abdomen. Eine mimetische Wirkung dieser Stellung wird besonders dann recht wahrscheinlich, wenn das Tier sich auf ebenem Boden befindet und hier ganz den Eindruck eines vom Winde zufällig hingewehten, etwas gekrümmten Blattes erweckt. Die an und für sich schon recht hohe Blattähnlichkeit seines



Abb. 19. Abdomeneinkrümmung bei einer durch Kannibalismus verstümmelten Empusalarve (Kopf und Prothoraxvorderstück fehlen).
Natürliche Größe.

Körpers ist dadurch erhöht, daß die *weniger blattähnlichen Teile seines Körpers durch den am meisten blattförmigen, das Abdomen, verdeckt sind.*

Die Einkrümmung des Abdomens ist eine bei Phasmiden und Mantiden weit verbreitete Erscheinung. Doch kommt sie auch außerhalb des Orthopterenstammes vor, nämlich bei Wanzen, und zwar, wie zuerst JORDAN beschrieben hat, und ich ebenfalls beobachten konnte, bei den Larven von *Hydrometra*. Auch hier ist sie, wie meist bei den Phasmiden und Mantiden, auf die Larvenstadien beschränkt und fällt bei der Imago fort. Ferner tritt die Abdomeneinkrümmung gelegentlich bei Käferlarven auf (sehr deutlich z. B. beim Gelbrand), auch bei den Imagines der

Staphyliniden ist sie bekanntlich eine häufig zu beobachtende Erscheinung.

Die Abdomeneinkrümmung ist nicht an das Vorhandensein der Kopfganglien gebunden. *Empusa*-Larven zeigten sie nach der Dekapitation nicht weniger häufig als vorher. Auch bei fehlendem Kopf und Prothoraxvorderstück (vgl. S. 36) ist die Abdomeneinkrümmung noch in gleicher Weise möglich (Abb. 19).

Bei *Phyllien*, denen zu Beobachtungen hinsichtlich der Schaukelbewegung das Oberschlundganglion exstirpiert wurde, trat die Abdomeneinkrümmung ebenfalls sehr häufig auf, und zwar ließ sie sich hier durch einen besonderen Reiz auslösen. Dieser Reiz bestand darin, daß ich das Tier auf der Thoraxdorsalseite anhauchte. Es wurde dann meist in kurzer Zeit, häufig geradezu schlagartig, das Abdomen nach vorne über den Thorax geklappt, so daß man fast den (allerdings wohl nicht der Wirklichkeit entsprechenden) Eindruck haben konnte, als geschehe diese Bewegung in der Absicht, durch Vorhalten des Abdomens den Thorax gegen das Anhauchen zu schützen. Beim normalen Tier tritt diese Reaktion lange nicht so augenfällig, prompt und regelmäßig ein, so daß man, wenn sie sich auf das Anhauchen hin einmal zeigt, nicht einmal sagen kann, ob es sich um eine spezifische Reaktion auf diesen Reiz handelt oder nur um eine Begleiterscheinung dafür, daß das Tier auf das Anblasen hin eine Ortsbewegung beginnt.

Bei *Carausius* ist nach v. BUDDENBROCK und FRIEDRICH das Auftreten der Flughaltung (Abdomeneinkrümmung und besondere Beinstellung) von der Anwesenheit des Gehirns abhängig. Bei geköpften Tieren oder solchen, denen das Gehirn exstirpiert wurde, ist das Abdomen „entweder gerade gestreckt, so daß es mit dem Thorax ungefähr eine gerade Linie bildet, oder es zeigt eine erhebliche Ventralkrümmung“. Ein enthirnter *Carausius* fällt daher gewöhnlich mit abwärts gerichteter Rückenseite zu Boden.

15. Allgemeines.

Betrachten wir nun nach Behandlung der Einzelheiten nochmals zusammenfassend das Zustandekommen der visuellen Anpassung bei *Phyllium*. Wir finden, daß die einzelnen Komponenten dieser Erscheinung keineswegs nur allein bei *Phyllium* vorkommen, sondern daß es sich um Eigenschaften handelt, die im Insektenreich gar nicht allzu selten, zum Teil geradezu häufig auftreten. Für die physiologischen Erscheinungen ist dies ja in den Abschnitten über Katalepsie, Schutzstellung, Schaukelbewegung und Abdomeneinkrümmung bereits dargelegt worden. Doch was die visuelle Anpassung in morphologischer Hinsicht anbetrifft, bedarf es hier noch einiger Erörterungen.

Die folgenden Ausführungen lehnen sich zum Teil an Gedankengänge von Herrn Prof. G. JUST an, und zwar nicht nur an solche aus seiner Abhandlung über den Zufall (19), sondern auch an bisher noch nicht veröffentlichte aus seinen Vorlesungen oder an solche, die sich in den von ihm geleiteten Kolloquien und persönlichen Unterredungen mit ihm ergaben.

In meiner Abhandlung über Stabheuschrecken und Wasserläufer habe ich auf die Tatsache verwiesen, daß Stabformen bei den Orthopteren, worauf JUST (19) aufmerksam gemacht hat und auch bei den mit diesen verwandten Hemipteren wiederholt in den verschiedenen Gruppen ganz unabhängig voneinander auftreten, während in anderen Insektengruppen derartige Formen keineswegs häufig sind. Zur Er-

klärung dieses Tatbestandes können einige Tatsachen aus der Vererbungslehre dienen: Es hat sich nämlich gezeigt, daß einmal bei derselben Art bestimmte Mutationen wiederholt auftreten, und zwar ganz unabhängig von einander, ferner auch, daß bei nahe verwandten Arten häufig die gleichen oder ganz ähnliche Mutationen vorkommen. Man kann also sagen, im Keimplasma einer Art oder einer Verwandtschaftsgruppe liegen bestimmte Mutationspotenzen, die hin und wieder sich in einer entsprechenden Mutation manifestieren. Demzufolge kann man mit Just sagen, im Keimplasma der Orthopteren- und, wie ich hinzufüge, der Hemipterengruppe liegt eine besondere Potenz für die Mutation „stabförmig“.

Wenn man nun diese beiden Insektengruppen auf *Blattformen* hin durchsieht, so findet man, daß auch für die Blattform ungefähr dasselbe gilt wie für die Stabform. Freilich sind die Verhältnisse hier nicht so leicht zu übersehen, denn die Blattform wird in den genannten Insektenstämmen auf zwei verschiedene Weisen erreicht, nämlich einmal durch Verbreiterung des Abdomens und durch lappige Anhänge an Femora und Tibien (wie bei *Phyllium*), dann aber auch durch eine besondere Ausgestaltung und Färbung der Flügel, die ja bei *Phyllium* nicht das Ausschlaggebende ist, da sie nur beim erwachsenen Weibchen zur Geltung kommt und die flügellosen Larven auch schon sehr auffallende Blattähnlichkeit zeigen.

Mir scheint vor allem die Verbreiterung des Abdomens und der Beine für eine vergleichende Betrachtung in dem besprochenen Sinne geeignet. Sie findet sich bei den Phasmiden, dann auch nicht selten bei den Mantiden, angedeutet bei den Blattiden, während die Blattähnlichkeit der Saltatoria meist auf entsprechender Flügelausgestaltung beruht.

Auch unter den Hemipteren finden sich Formen, die eine lappige Verbreiterung des Abdomens zeigen, verdankt doch das südeuropäische Wanzen genus *Phyllomorpha* dieser Erscheinung direkt seinen Namen. Aber auch unter den einheimischen Wanzen findet man einige, bei denen die Abdomenverbreiterung zumindest den Grad erreicht, den sie beim Männchen von *Phyllium* hat.

Interessant ist hier ferner noch, daß die betreffenden Orthopteren und Hemipteren *nicht stets alle diese Verbreiterungserscheinungen gleichzeitig aufweisen*, sondern daß hier Abdomenverbreiterung allein, dort mehr Verbreiterung bestimmter Beinstellen sich zeigt, daß also die Verbreiterungserscheinung bei *Phyllium* schon auf der Manifestierung von vielleicht zu trennenden Mutationspotenzen beruht.

Jedenfalls läßt sich zeigen, daß die Mutationen „Verbreiterung des Abdomens“ und „Verbreiterung der Beine“ durchaus in den Bereich der Mutationspotenzen fallen, die für das Keimplasma der Orthopteren wie Hemipteren allgemein gegeben sind. Diese Tatsache ist in dem vorliegenden Zusammenhange nicht unwichtig, da sie uns einige Aufschlüsse

über die kausalen Zusammenhänge bei der Entstehung der Blattform von *Phyllium* zu geben vermag. Die vergleichende Betrachtung lehrt uns, daß wir hier keineswegs einen ganz außergewöhnlichen Fall vor uns haben, vor dessen genetischer Erklärung wir etwa resignieren müßten, sondern daß derartige Blattformen, auch ohne daß man an ökologische Zusammenhänge denken müßte, vielleicht schon rein auf Grund wahrscheinlicher Kombinationen von Merkmalen in den genannten Insektenstämmen zu erwarten sind.

Zu einem ähnlichen Resultat kommen wir, wenn wir nun zu einer derartigen Betrachtung noch die physiologischen Eigentümlichkeiten hinzuziehen, nämlich die Katalepsie, die Schutzstellung, die Schaukelbewegung und die Abdomeneinkrümmung. Alle diese Eigentümlichkeiten sind *keine speziellen von Phyllium*, sondern kommen, wie gezeigt wurde, auch anderwärts bei Insekten vor. Daß sie ebenso wie bei anderen Insekten sich auch bei *Phyllium* zeigen, dürfen wir also nicht als eine Art „Naturwunder“ auffassen, wie man es zuweilen auch in der wissenschaftlichen Literatur direkt oder zwischen den Zeilen lesen kann. Die Frage, um die es sich hier handelt, ist vielmehr folgende: *Wie kann man es sich erklären, daß sich alle diese physiologischen und morphologischen Eigentümlichkeiten hier vereinigt haben?*

Bei einer Behandlung dieser Frage muß vor allem berücksichtigt werden, daß die ökologische Bedeutung dieser Erscheinungen als visuelle Anpassung nicht als eine Summe der mimetischen Wirkungen der einzelnen Teilerscheinungen angesehen werden kann, sondern daß sie, wenigstens in der Hauptsache, erst bei der Zusammenfügung dieser Teilerscheinungen entsteht. D. h. ein lebhaft sich bewegendes Tier würde wohl nur ganz geringen oder keinen Nutzen aus seiner Blattform gewinnen, andererseits würde auch ein kataleptisches Tier auffallen, wenn es seiner Umgebung nicht in Form und Farbe angepaßt wäre.

Daraus folgt, daß derartige Tiere, die mehrere solcher Anpassungseigenschaften besitzen, stets von der *Selektion* begünstigt werden müssen. Die Annahme eines einfachen Selektionsvorganges auf Grund geeigneter Mutationscharaktere genügt also an sich vollkommen, die Entstehung der visuellen Anpassung bei *Phyllium* zu erklären.

Doch sind wir vielleicht gar nicht einmal genötigt, das Mitwirken einer Selektion bei dem Zustandekommen der visuellen Anpassung bei *Phyllium* anzunehmen. Vielleicht genügt zum Verständnis der Entstehung dieser Anpassung auch schon eine *alleinige Betrachtung der hier vorliegenden Mutationspotenzen*. Denn wenn die betreffenden Eigenschaften in den verschiedenen Gruppen der Insekten, wie besprochen, allein oder zu mehreren gekoppelt vorkommen, dann ist auch nach dem Gesetz des Zufalls anzunehmen, daß einmal alle diese Eigenschaften sich zusammenfügen aus rein im Keimplasma liegenden Ursachen, ohne daß äußere Faktoren bei der Zusammenfassung eine Rolle spielen.

Eine derartige Annahme würde nach JUST eine recht beträchtliche Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn sich nach Methoden der Kombinations- und Wahrscheinlichkeitsrechnung errechnen ließe, daß bei der gegebenen Häufigkeit des Auftretens dieser Eigenschaften ihr *gemeinsames Vorkommen in einem oder mehreren Fällen zu erwarten* wäre. In diesem Falle könnte man das Entstehen einer ökologisch sehr wichtigen Schutzanpassung rein auf das Konto eines final ungerichteten, zufälligen Geschehens setzen.

Doch soll diese Frage hier nur aufgeworfen, keineswegs beantwortet werden, denn wollten wir diese Berechnung mit den uns zur Zeit bekannten Fällen der hier besprochenen physiologischen und morphologischen Besonderheiten anstellen, so würde sich zweifellos ergeben, daß wir die Entstehung der visuellen Anpassung bei *Phyllium* auf Ursachen rein zufälliger Art nicht zurückführen können. Wir müssen uns jedoch darüber klar sein, daß wir uns, jedenfalls was Katalepsie und ähnliche Erscheinungen anbetrifft, mit den Untersuchungen noch in den ersten Anfängen befinden, daß wir z. B. die meisten der tropischen Insekten doch eigentlich nur in konserviertem Zustande kennen, während Angaben über ihre Biologie noch gänzlich fehlen. Es steht zu erwarten, daß sich bezüglich der akinetischen Zustände noch manche aufschlußreiche Beobachtung wird machen lassen. Der Versuch, eine abschließende Antwort auf die hier aufgeworfene Frage zu geben, wäre also verfrüht.

Daß die *kausal, nicht final, bestimmte Mutationsrichtung* beim Entstehen der Blattform eine recht wesentliche Rolle spielen kann, sieht man aus der durch HANDLERSCH (8 und 24) bekannten paläontologischen Tatsache, daß es schon blattförmige Orthopteren gab, bevor in der Erdgeschichte die ersten Laubblätter auftraten¹.

Diese Tatsache zeigt uns eindeutig, daß die Blattform hinsichtlich ihrer Entstehung nicht unbedingt in einem Zusammenhange mit ihrem scheinbaren Vorbild, dem Laubblatt, stehen muß. Der Selektion kann also in diesem Falle nur die Rolle zukommen, erst später, als es schon Laubpflanzen gab, durch stärkere Begünstigung derartiger Formen bei dem sog. „Kampf ums Dasein“ für ihre Erhaltung in größerer Zahl zu sorgen.

Gerade derartige Schutzanpassungen, wie *Phyllium* sie zeigt, sind zum Gegenbeweis gegen die lamareckistische Hypothese herangezogen worden, da bei ihrer Entstehung eine Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch der mimetisch wirksamen Körperteile von vornherein ausgeschlossen ist.

Auch die an und für sich schon recht schwierige, aber dem Laien naheliegende Vorstellung, das mimetisch angepaßte Tier habe aus sich

¹ Es handelt sich um einen Vorfahren der Pseudophyllinen, *Cyrtophyllites Rogeri* OPPENH. Das Tier gehört demjenigen der beiden bei Orthopteren vorkommenden Blattformtypen an, bei dem die Blattähnlichkeit durch seitliche Abplattung des Körpers und blattförmige Ausgestaltung der Flügel erreicht wird. Diese Blattform ist besonders bei den Locustiden häufig.

heraus, sozusagen aus einem psychischen Bedürfnis, die angepaßte Form angenommen, um eben geschützt zu sein, die Schutzanpassung stelle also eine Art „organisierter List“ dar, wird durch den soeben erwähnten Befund von HANDLIRSCH als unzutreffend erwiesen. Denn wie sollte ein Tier ein Laubblatt in seiner Gestalt nachahmen wollen zu einer Zeit, in der es Laubblätter noch nicht gab?

Schließlich wäre bei der Aufzählung der für die Entstehung der Schutzanpassung bei *Phyllium* in Rede stehenden Möglichkeiten noch die Ansicht BLEULERS zu erwähnen, nach der tierische Schutzanpassung wie Anpassung an bestimmte Lebensweise überhaupt durch eine abwägende und Erfahrungen sammelnde, dem Organischen allgemein innewohnende psychische oder psycheähnliche Kraft zustande kommen soll, durch eine *Psychoide*, die auf Grund von im Organischen sich bildenden Engrammen jeweils das Passendste entstehen läßt. Doch stößt diese Auffassung, abgesehen davon, daß die Fähigkeit, Engramme zu bilden, bisher nur für bestimmte nervöse Elemente des Tierkörpers tatsächlich nachgewiesen ist, noch insofern auf Schwierigkeiten, als sie für die ja tatsächlich doch auch in großer Zahl vorliegenden bedeutungslosen oder gar ihrem Träger schädlichen Eigenschaften keine Erklärung zu geben vermag. Auch versagt sie in unserem speziellen Falle bei dem soeben behandelten Befunde von HANDLIRSCH: Wie könnte das Organische Erfahrungen über den Nutzen einer Blattform sammeln, zu einer Zeit, in der es Blätter noch nicht gibt?

Am nächstliegenden bleibt also eine Erklärung der Herausbildung visueller Anpassung bei *Phyllium* auf Grund der Realisierung einer Anzahl allgemein im Orthopterenplasma liegender Mutationspotenzen unter Begünstigung von deren Kombination durch die natürliche Auslese, wobei noch zur Frage steht, ob das Mitwirken der Selektion als notwendig anzusehen ist oder nicht. Eine endgültige Klärung dieser Frage ist erst zu erwarten, wenn durch weitere Untersuchungen anderer derartiger Schutzanpassungen das erforderliche Vergleichsmaterial geschaffen ist.

16. Zusammenfassung.

Phyllium zeigt eine auffallende visuelle Anpassung an das Leben auf Pflanzen, die einerseits durch seine blattförmige Gestalt, andererseits durch seine Katalepsie zustande kommt.

Die Katalepsie ist nicht stets eine totale, sondern in der Mehrzahl der Fälle eine partielle.

Durch mechanische Reize läßt sich nur selten eine totale Katalepsie auslösen. Kannibalismus tritt nur in geringem Umfange auf, da die Unempfindlichkeit der kataleptischen Tiere gegenüber mechanischen Reizen nicht sehr hoch ist.

Auf optische Reize, die von einem sich bewegenden Gegenstand ausgehen, reagiert *Phyllium* oft mit Suchbewegungen, die auf diesen

Gegenstand hin gerichtet sind. Diese Reaktion tritt manchmal auch dann ein, wenn das gereizte Tier sich in partieller Katalepsie befindet. Jüngere Tiere reagieren häufiger auf derartige optische Reize als ältere. Gleichzeitige Beschattung des Tieres durch den bewegten Gegenstand fördert das Eintreten der Suchreaktion.

Ein Zusammenhang zwischen der Katalepsie und den Lichtverhältnissen, der bei dem nahe verwandten *Carausius* auffallend ist, läßt sich bei *Phyllium* nicht feststellen. Ähnlich sind auch die übrigen darauf hin untersuchten Phasmidenarten teils von Licht abhängig, teils nicht. In diesem ökologisch sehr wichtigen Punkt herrscht also große Verschiedenheit.

Die Temperatur spielt für das Eintreten und Aufhören der Katalepsie eine sehr wichtige Rolle. Niedrige Temperatur begünstigt das Eintreten dieses Zustandes, hohe sein Aufhören und die Neigung zur Bewegung. Temperaturen unter 16° C werden von den wandelnden Blättern für längere Zeit nicht ertragen, doch schadet ihnen ein kurzer Aufenthalt unter nur wenig über 0° gelegener Temperatur nicht.

Die Beantwortung der Temperatur durch Katalepsie oder Bewegung richtet sich nicht nach deren absoluter Höhe, sondern nach deren Verhältnis zu der Temperatur in der vorhergehenden Zeit. D. h. es wird steigende Temperatur mit erhöhter Beweglichkeit, fallende mit erhöhter Neigung zur Katalepsie und zum Annehmen der Schutzstellung beantwortet. Dies gilt jedoch unterhalb der Grenze von 15—18° nicht mehr, hier tritt dauernde Bewegungslosigkeit ein.

Altersunterschiede im spontanen Wechsel von Akinese und Bewegung lassen sich nicht nachweisen. Doch zeigen jüngere Tiere eine stärkere Reaktionsbereitschaft auf mechanische und optische Reize, dies auch während der Akinese.

Katalepsie ist keine spezielle Eigentümlichkeit der Phasmiden, sondern ist im Insektenreich weit verbreitet.

Die bei *Phyllium* auftretende *Scharkelbewegung* ist allem Anschein nach eine von den Katalepsiesymptomen zu trennende Erscheinung. Denn einmal kommt sie bei einer Reihe von Insekten vor, für die kataleptische Erscheinungen nicht bekannt sind (so bei Mantiden, bei *Tipula*, *Trichocera*, bei *Periplaneta americana*, bei *Ochthebius quadricollis*, bei einigen Hemipteren während der Copula; bei Spannerraupe kommt sie neben einer noch nicht näher untersuchten kataleptischen oder katalepsieähnlichen Starre vor), ferner ist sie ihren zentralen Vorgängen nach nicht an das Oberschlundganglion gebunden, welches das Zentrum der Katalepsie enthält, sie tritt vielmehr auch am enthirnten Tier auf. Ökologisch ist sie allem Anschein nach gegenüber dem bewegungslosen Zustand das Unvorteilhaftere, da *Phyllium* durch sie auffälliger wird. Gegenüber der geradlinigen Bewegung ist sie vorteilhafter, da sie diese spezifisch

tierische Ortsbewegung durch eine pendelnde, spezifisch pflanzliche Bewegung verdeckt.

Bei den *Phyllium*-Larven zeigt sich sehr regelmäßig eine *Abdomen-einkrümmung*. Ihre biologische Bedeutung kann darin bestehen, daß sie das Tragen des Abdomens erleichtert, daß sie bei einem Herabfallen des Tieres bewirkt, daß dieses mit abwärtsgerichteter Ventralseite zu Boden gelangt, oder daß durch Überklappen des Abdomens über Thorax und Kopf die Mimese des Tieres eine vollkommenere wird, da dann nur das Abdomen, der am meisten mimetisch wirksame Körperteil, zu sehen ist.

Die auffallende Blattähnlichkeit von *Phyllium* ist nicht eine Naturerscheinung, deren genetische Erklärung ungewöhnlich große Schwierigkeiten bereitet, vielmehr zeigt eine Analyse ihrer morphologischen und physiologischen Teilerscheinungen, daß diese auch sonst allenthalben bei Insekten vorkommen. Zum Verständnis der Zusammenfügung dieser Teilerscheinungen genügt die Annahme eines einfachen Selektionsvorganges auf Grund geeigneter Mutationscharaktere. Daß bei dem Entstehen derartiger Schutzanpassungen final zufällige Mutationen die Hauptrolle spielen, ergibt sich aus der paläontologischen Tatsache, daß in der Erdgeschichte schon blattförmige Orthopteren vorkommen, bevor die ersten Blattpflanzen auftreten. Ob also für die Entstehung der visuellen Anpassung von *Phyllium* überhaupt das Mitwirken einer Selektion angenommen werden muß, oder ob diese Anpassung allein auf kausal (nicht final) bestimmte Mutationsrichtungen des Orthopterenkeimplasmas zurückzuführen ist, läßt sich bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse noch nicht entscheiden.

Literaturverzeichnis.

1. Bischoff, H.: Biologie der Hymenopteren. Berlin 1927. — 2. Bleuler, E.: Die Psychoide als Prinzip der organischen Entwicklung. Berlin 1925. — 3. Brüel, L.: Über Begriff und Erklärung der Mimikry. Biol. Zbl. 52 (1932). — 4. Buddenbrock, W. v.: Über das Vorkommen von Tonusmuskeln bei Insekten. Pflügers Arch. 185 (1920). — 5. Buddenbrock, W. v. u. H. Friedrich: Über Fallreflexe von Arthropoden. Zool. Jb. (Physiol.) 51 (1932). — 6. Fiebrig, K.: Schlafende Insekten. Jena. Z. Naturwiss. 48 (1912). — 7. Grimpe, G.: Beiträge zur Biologie von *Phyllium*. Zool. Jb. Jena, Abt. f. Syst. 44 (1921). — 8. Handlirsch, A.: Die fossilen Insekten und die Phylogenese der rezenten Formen. Leipzig 1908. — 9. Hanström, B.: Über das Gehirn von *Thermops nevadensis* und *Phyllium pulchrifolium* nebst Beiträgen zur Phylogenie der Corpora pedunculata der Arthropoden. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 19 (1930). — 10. Hase, A.: Zur Kenntnis der Lebensgewohnheiten und der Umwelt des marinen Käfers *Ochthebius quadricollis* MULSANT (*Hydrophilidae*). Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph. 16 (1926). — 11. Hase, A.: Beobachtungen an venezolanischen *Triatoma*-Arten, sowie zur allgemeinen Kenntnis der Familie der *Triatomidae* (Hemipteren-Heteropteren). Z. Parasitenkde 4 (1932). — 12. Hase, A.: Über Starrezustände bei blutsaugenden Wanzen. Naturwissenschaft. 20 (1932). — 13. Heikertinger, F.: Schutzanpassungen im Tierreich. (Darin Verzeichnis weiterer Arbeiten von HEIKERTINGER über Anpassungserscheinungen.)

- Karlsruhe 1929. — 14. **Heinroth, H.**: Die Vögel Mitteleuropas. Bd. 1. Berlin 1925—28.
15. **Hoffmann, R. W.**: Die reflektorischen Immobilisationszustände im Tierreich. Korrelationen 3. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie. Bd. 17. —
16. **Hoffmann, R. W.**: Periodischer Tageswechsel und andere biologische Rhythmen bei poikilothermen Tieren. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie. Bd. 17. —
17. **Hoffmann, R. W.**: Zur Analyse des Reflexgeschehens bei *Blatta orientalis* L. Z. vergl. Physiol. 18 (1933). —
18. **Jordan, K. H. C.**: Über die Entwicklung und die Lebensweise von *Hydrometra stagnorum* und *Hydrometra gracilentia*. Isis Budissina 12 (1931). —
19. **Just, G.**: Begriff und Bedeutung des Zufalls im organischen Geschehen. Berlin 1925. —
20. **Oyen, L.**: Der chordotonale Sinnesapparat von *Bacillus Rossii*. Diss. Leipzig 1901. —
21. **Plate, L.**: Übersicht über biologische Studien auf Ceylon. Jena. Z. Naturwiss. 54 (1917). —
22. **Rabaud, E.**: L'immobilisationreflexe et l'activité normale des Arthropodes. Bull. biol. France et Belg. 53 (1919). —
23. **Schmidt, P.**: Katalepsie bei Phasmiden. Biol. Zbl. 33 (1913). —
24. **Schröder, C.**: Handbuch der Entomologie. Jena 1929. —
25. **Steiniger, F.**: Die Erscheinungen der Katalepsie bei Stabheuschrecken und Wasserläufern. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 26 (1933). —
26. **Stiller, V.**: Die Käferfauna von Szeged in Ungarn. 2. Mitt. dtsch. Entomol.-Ges., Mai 1931. —
27. **Stockard, Ch. R.**: Habits, Reaktion and mating instincts of the walking stick, *Aplopus Meyeri*. Carnegie Inst. Washington 1908 (Papers from the Tortugas Laboratory). —
28. **Study, E.**: Neuere Angriffe auf die Selektionstheorie. Arch. Rassenbiol. 22 (1930). —
29. **Süffert, F.**: Phänomene visueller Anpassung. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 26 (1933). —
30. **Szymanski, J. S.**: Die sogenannte tierische Hypnose bei einer Insektenart. Pflügers Arch. 166 (1917). —
31. **Verrier, M. L.**: Sur la structure des organes des sens et les réactions sensorielles de *Phyllium siccifolium* L. Bull. Soc. zool. France, Paris 54 (1929). —
32. **Woltereck, R.**: Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Stuttgart 1932.
-

BEITRÄGE ZUR FAUNISTIK UND ÖKOLOGIE DER TIERWELT DER UNGARLÄNDISCHEN JUNIPERETEN.

Von

Dr. G. V. KOLOSVÁRY (Budapest).

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 16. September 1933.)

Der gemeine Wacholderbaum (*Juniperus communis* L.) bedeckt in den Mittelgebirgen Ungarns, in südlichen und westlichen Teilen Pannoniens und in der ungarischen Tiefebene ziemlich große Flächen. Er bevorzugt überall den geringfügigen Boden: den kieseligen, den kalkigen und sandigen (2).

Da die ungarische Tiefebene eine bis zu 95% bebaute Kultursteppe ist, sind die auf ihr vorkommenden Wacholderbestände (Junipereten) als natürliche Reservate, Uransiedlungen anzusehen, die sich von den Mittelgebirgen nach der Ebene hinzogen und bisher durch den Menschen verschont blieben (10).

Diese Reservate behielten bis zum heutigen Tage die Physiognomie der Urzeiten. Schon im Paleolithicum treffen wir *Quercus*, *Fraxinus*, *Ulmus* und *Juniperus* an (8). Die Sandhügel und -dünen (Abb. 1) lassen sich nicht bebauen, nur stellenweise gelang die Einbürgerung der Weintraube. Der Wacholder reiht sich den trockenen Unterboden und trockene Luft liebenden Xerophyten an. Der Sand, welcher ihm am meisten zusagt, steht entweder als Inundationsterrain (holozänen Ursprunges) der Flüsse oder als Flugsand (diluvialen Ursprunges) zur Verfügung. Die Spitzen der Hügel sind immer trocken; in der Tiefe der von ihnen geformten Täler ist aber der Boden feucht. Wo der Wind den Sand bis zu der ursprünglichen Oberfläche wegweht, kommen geringe Wasserbestände und kleine „Oasen“ zustande (Abb. 2).

In einigen klimatisch kühleren, westlicheren Landesteilen Ungarns (Pannonien) werden die mineralischen Bestandteile des Bodens durch die reichlicher fallenden Niederschläge ziemlich ausgelaugt und infolge dieses Prozesses verändert sich der Boden in einen quarzsandigen oder quarzkieseligen Zustand. Der ursprüngliche Wald stirbt langsam aus und sein Platz wird von *Calluna*, *Sarothamnus* und *Juniperus* in Besitz genommen.



Abb. 1. Sanddüne mit niedrigen *Juniperus* bewachsen in Örkény (Komitat Pest). Phot. KOLOSVÁRY.



Abb. 2. „Oase“ aus dem *Juniperetum* von Sarlosári (Komitat Pest). Phot. G.^o STEIN.

Die Probleme, die ich bei der Erforschung der ungarländischen Junipereten vor Augen hatte, sind die folgenden:

1. Haben die an Wacholder vorkommenden Tiere eine besondere Lebensweise?

2. Kommen besondere Varianten auf den Wacholdersträuchern vor und gibt es dominante Arten (Junipericolen)?

3. Wie groß ist die Wirkung des Windes und des Sandes auf das Gesamtbiotop des Juniperetums in der ungarischen Tiefebene?

4. Wie groß ist die Wirkung von *Juniperus* auf Sandboden und auf die arenicolen Arten?

5. Wie groß sind die Einwirkungen der geographischen Verhältnisse auf die Junipereten verschiedener Landesteile Ungarns?

Bevor ich mich mit diesen Fragen beschäftige, gebe ich im folgenden die Tierarten an, die streng zur Lebensgemeinschaft des *Juniperus* Biotops gehören. Das Studium dieser Tierarten erbrachte bemerkenswerte Ergebnisse in bezug auf Ökologie und Faunistik. Die tiergeographischen Ergebnisse meiner Forschungen sind hauptsächlich aus dem Studium der arenicolen, bodenbewohnenden (terricolen) Arten abgeleitet. Ich behandle daher zunächst die junipericolen Arten und deren Ökologie, dann die terricolen und gebe endlich als Anhang eine tiergeographische Skizze.

Junipericole und juniperophile Arten:

Insecta, Neuroptera, Limnophilidae: Esimmophilus griseus L. — *Coleoptera, Curculionidae: Lixus elegantulus* BOH., *Dorytomus longimanus* FORST., *Peritelus familiaris* BOH., *Icaris sparganii* GYLL., *Apion astragali* PAYK., *Coccinellidae: Coccinella quadripunctata* L., *C. septempunctata* L., *Exochomus quadripustulatus* L., *Adonia variegata* GOEZE. — *Dascillidae: Cyphon padi* L., *Mylabridae: Spermothaphagus cisti* F. — *Alleculidae: Hymenalia rufipes* F., *Scarabeidae: Anomala vitis* F. — *Diptera, Bombyliidae: Anthrax ixion* F., *Muscidae: Ocyptera bicolor* OLIV., *Bibionidae: Bibio marci* L., *Tipulidae: Pachyrhina* sp. indet. — *Hymenoptera, Heterogynidae: Tiphia morio* FABR., *T. semipolita* TOURN. — *Ichneumonidae: Pimpla examiner* FABR. — *Lepidoptera, Tineidae: Nothris marginellus* F., *Hemiptera, Heteroptera, Pentatomidae: Aelia acuminata* L., *Ae. rostrata* BOH., *Piezodorus lituratus* FABR., *Carpocoris fuscispinus* BOH., *Dolycoris baccarum* L., *Chlorochroa juniperina* L., *Raphigaster nebulosa* PODA., *Cyphosthetus tristriatus* FABR., *Eurydema festiva* var. *decorata* H. SCH., *Zicrona coerulea* L. — *Coreidae: Gonocerus juniperi* H. SCH. — *Lygaeidae: Lygaeus saxatilis* SCOP., *L. pratensis*, *Orsillus depressus* M. R., *Nysus senecionis* SCHILL., *Cymus claviculus* FALL., *C. melanocephalus* FIEB., *Ischnorhynchus resedae* PZ., *Heterogaster artemisiae* SCHILL., *Emblethis ciliatus* HORV., *E. griseus* WOLFF., *Peritrechus nubilus* FALL. — *Tingitidae: Piesma salsolae* RECK., *P. quadrata* FIEB., *Reduviidae: Nabis ferus* L., *Capsidae: Lopus gothicus* L., *Calocoris fulvomaculata* DE GEER,

Hemiptera, *Homoptera*, *Membracidae*: *Gargara genistae* FAB., *Fulgoridae*: *Tettigometra sulphurea* M. R., *T. virescens* PANZ., *Jassidae*: *Idiocerus ustulatus* M. R. — *Arachnoidea*, *Araneae verae*, *Dictynidae*: *Dictyna uncinata* THORELL, *D. arundinacea* L., *Uloboridae*: *Uloborus walckenaerius* LATR., *Drassidae*: *Zelotes erebeus* THORELL, *Poecilochroa conspicua* L. KOCH, *Theridiidae*: *Theridium erebennum* BERTK., *Th. impressum* L. KOCH, *Argiopidae*: *Linyphia marginata* C. L. KOCH, *Linyphia pinnata* STROEM, *L. pinnata* var. *juniperina* KOL., *L. hortensis* SUND., *L. pusilla* SUND., *Tapinopa longidens* WID., *Argyope lobata* PALL., *Aranea cucurbitina* CL., *A. adianta* WALCK., *A. diadema* L., *Mangora acalypha* WALCK., — *Mimetidae*: *Ero tuberculata* DE GEER, *Thomisidae*: *Runcinia lateralis* C. L. KOCH, *Thomisus albus* GMEHLIN, *Xysticus acerbus* THORELL, *Phidromus aureolus* CL., *Ph. reussi* BÖS., *Ph. collinus* C. L. KOCH, *Ph. poecilus* THORELL, *Clubionidae*: *Phrurolithus festivus* C. L. KOCH, *Agelenidae*: *Agelena labyrinthica* CL., *A. similis* KEYS., — *Pisauridae*: *Pisaura rufofasciata* DE GEER, *Attidae*: *Sitticus scenicus* CL., *Dendryphantès rudis* SUND., — *Aves*: *Peliornithes*, *Columbidae*: *Turtur turtur* L. (NISTET).

Fett gedruckt sind die Namen der dominanten Tierarten. Nach dieser Aufzählung kann ich die Antwort auf meine Fragen 1 und 2 geben:

Die 1. Frage kann beantwortet werden: Nur eine Spinne, die *Agelena similis* KEYS., führt eine besondere Lebensweise. Sie ist zwar auch anderswo sehr häufig, aber am Wacholder ist ihre Lebensweise besonders interessant. In den Junipereten der großen ungarischen Ebene, wo der Unterboden aus Flugsand besteht, gibt es kein reiches Leben. Im Flugsand kann die Spinne nicht am Boden nisten. Sie muß also auf den *Juniperus*-Strauch kriechen und dort ihr Nest bauen. Sie ist also hier nicht terricol, sondern planticol. Also ein Fall von Biotopswechsel. Wo der Unterboden reich mit Gras bewachsen ist, nistet unsere Spinne am Boden (*Jeli*, *Nagymező*, in den Bergen und in den grasigen Sandsteppen, z. B. in Bugac, Ungarns). Als Nahrung nimmt sie in der Ebene und in den Sandwüsten notgedrungen auch die sehr stinkenden Rhynchoten: *Gonocerus juniperi* und *Orsillus depressus*. Letztere Rhynchote wird unter Umständen von ihr auch dort aufgesucht, wohin sie sich zur Vorüberwinterung zurückzieht, das heißt in den Nestern des *Nothris marginellus*. Der *Orsillus* ist nämlich eine räuberische Art, von der die überwinternden Raupen in ihrem Neste dezimiert werden. Wir haben hier also eine *Nothris-Orsillus-Agelena*-Gemeinschaft. In den Junipereten des Bükkgebirges (*Nagymező*) in Oberungarn frißt auch verschiedene Rhynchoten (*Cyphostethus tristriatus* FABR.) eine Spinne, nämlich die *Aranea cucurbitina*.

Unsere Spinne spannt ihr Nest ziemlich tiefliegend am Fuß des Wacholders aus. Wo der Boden aus Sand besteht, also in den Landteilen mit Sandwüsten, und dort, wo die Agelenen sich gut vermehrt haben, ziehen sie auch nach den oberen Regionen des *Juniperus* hinauf

und sind auch ganz oben zu finden. Der Wind weht und füllt Nest und Netz mit Sand und die Spinne ist damit gesichert. Die Festigkeit, die am Boden für das Nest der *Agelena* durch Grashalme gegeben ist, wird hier durch Sand bewirkt.



Abb. 3. *Nagymező-er Juniperetum* (Bükk-Gebirge, Komitat Borsod) Unterboden: Kalk, reich mit Gras bewachsen. 900 m über dem Meer. Phot. KOLOSVÁRY.

Unsere Spinne webt weiter auch die Nester der ein Sand-Kugelnest verfertigenden kleinen Wespen ein; sie frißt die heimkehrende Wespenmutter auf und vereitelt damit das Ausschlüpfen der kleinen Maden.



Abb. 4. 1 und 2 Epigyne von *Linyphia pinnata* nach Bösenberg. 3 Epigyne von *Linyphia pinnata* var. *juniperina* von unten gesehen. Das mittlere Feldchen ist größer als bei den normalen Exemplaren. Diese Varietät hat einen breiteren roten Abdomenmedianstreifen als die normalen Tiere.

Im *Darány* (Südungarn, Drau-Gebiet) fand ich in einem solchen *Agelena*-Nest eine frisch ausgekrochene Wespenimago. Die Spinne bildet im Monat September mit ihren mehrmals gehäuteten Jungen auf dem Wacholderbaum *Sympaeden*. Ebenso eine *Clubiona*-Art in den Junipereten von

Jeli (Westungarn, Komitat Vas), wo die Wacholderbestände die sumpfigen Lichtungen und Moore des Waldes umsäumen (4).

Im Bükk-Gebirge in dem *Juniperetum* von Nagymező (s. Abb. 3), wo der Unterboden aus Kalkstein besteht und die Agelenen nicht auf den Wacholderbäumen, sondern nur im Grase nisten, habe ich beobachtet, daß die Spinne *Aranea cucurbitina* dominant ist und so muß sie sich mit den als Nahrungsstoff in Betracht kommenden Rynchoten begnügen. In dem Nagymezőer *Juniperetum* konnte ich eine *Biocoenose Juniperus-Blattlaus*, *Formica pratensis*, *Laseola tristis* feststellen. Der Boden ist reich und es kommen auch sehr viele Ameisen vor. Die Spinnen nehmen mit ihnen vorlieb und die Ameisen bieten ihnen die Hauptnahrung.

Als Beantwortung der zweiten Frage verweise ich auf die Tierarten, die in der Faunenliste **fett gedruckt** sind und den junipericolen Charakter der einzelnen Arten hervorheben. Besondere Varianten fand ich am *Juniperus* nur eine, nämlich: *Linyphia pinnata* var. *juniperina* n. var. KOLOSVÁRY (Abb. 4).

Bevor ich die übrigen Fragen beantworte, muß ich die Faunenliste der terricolen Arten geben. Es sind: *Myriopoda*, *Diplopoda*, *Julidae*: *Julus sabulosus* L., *Brachyulus unilineatus* C. K., *Polydesmidae*: *Polydesmus complanatus illyricus* VERH., *Insecta*, *Neuroptera*, *Myrmeleonidae*: *Myrmeleon erberi* BRAU., *Myrmecocaelurus trigrammus* PALL. *Orthoptera*, *Forficulidae*: *Labidura riparia* PALL., *Blattidae*: *Ectobia livida* FAB., *E. perspicillaris*, *E. laponica* L., *Hololapra punctata* MEG., *Aphlebia maculata* SCHRB., *Mantidae*: *Mantis religiosa* L., *Acrididae*: *Tryxalis turrita* L., *Sphingonotus coeruleans* L., *Caloptenus italicus* var. *marginellus* L., *Stauronotus brevicollis* EVERS., *Acrotylus insubricus* SCOP., *Tettix subulatus* L., *Oedalenus nigrofasciatus* DE GEER, *Oedipoda coerulescens* L., *Locustidae*: *Xiphidium fuscum* FAB., *Gryllidae*: *Gryllus campestris* L., *Tri-dactylus variegatus* LATR. — *Coleoptera*, *Cicindelidae*: *Cicindela hybrida* L., *Carabidae*: *Harpalus picipennis* DUFT., *Scarites terricola*, *Amara aenea* DE GEER, *Acinopus ammophilus* DEJEAN, *Curculionidae*: *Thylacites pilosus* F., *Sitona lineatus* L., *Mylabridae*: *Spermophagus cisti* F., *Scarabeidae*: *Ateuchus sacer* L., *Copris lunaris* L., *Oodes helopioides*, *Onthophagus furcatus* F., *Chrysomelidae*: *Captocephala unifasciata* SCOP., *Galeruca pomonae* SCOP., *Tenebrionidae*: *Opatrum sabulosum* L., *Lichenum pictum* F., *Staphylinidae*: *Aleochara milleri* RATB., *Philonthus agilis* GRAV., *Leptacinus v. linearis* GRAV. — *Hymenoptera*, *Heterogynidae*: *Mutilla viduata* PALL. *Formicidae*: *Camponotus vagus* SCOP., *Cataglyphis cursor* FOUSC., *Lasius alienus* FÖRST., *Formica sanguinea* LATR., *F. pratensis* DE GEER, *Plagiolipsis pigmaea* LATR. — *Lepidoptera*, *Geometridae*: *Sterrhya sacraria* L. — *Hemiptera*, *Heteroptera*, *Pentatomidae*: *Sciocoris microphthalmus* FLOR., *Coreidae*: *Chorosoma schillingi* SCHUM., *Bathysolen nubilus* FALL., *Lygaeidae*: *Lygaeus equestris* FABR., *L. saxatilis* SCOP., *Trapezonotus arenarius* L., *Tropisthetus holosericeus* SCHM., *Rhyparochromus praetextatus* H. SCH.,

Beosus maritimus SCOP., *Emblethis verbaschi* FABR., Reduviidae: *Coranus subapterus* DE GEER, *Nabis ferus* L., Capsidae: *Lygus pubescens*. — Hemiptera, Homoptera, Fulgoridae: *Ommatidiotus inconspicuus* STAL., Jassidae: *Idiocerus ustulatus* M.R. — Arachnoidea, Araneae verae, Dictynidae: *Argenna pallida* L. KOCH, Drassidae: *Callilepis nocturna* L., Pithonissa cinerea MNGE., Theridioidae: *Asagena phalerata* PANZ., Argiopidae: *Lepthyphantes tenebricola* WID., Thomisidae: *Synaema ornatum* THORELL, *S. globosum* F., Xysticus *kochi* THORELL, *X. ulmi* HAHN, *Thanatus arenarius* THORELL, *Th. pictus* L. KOCH, Clubionidae: *Chiracanthium incognatum*, Agelenidae: *Agelena similis* KEYS., *A. labyrinthica* CL., Pisauridae: *Pisaura rufofasciata* DE GEER, Lycosidae: *Aulonia albimana* WALCK., *Lycosa amentata* CL., *L. agrestis* WESTR., *L. agricola* THORELL, *L. annulata* THORELL, *Tarentula maculata*, *T. schmidtii* HAHN, *T. singoriensis* LAXM., *T. mariae* DAHL, *T. picta* THORELL, *T. miniata* C. L. KOCH, *T. cursor* HAHN, *T. sulzeri* PAV., *T. cuneata* CL., Pirata piscatorius CL., Attidae: *Sitticus saxicola* C. L. KOCH, Yllenus *horradthi* CHYZ., Opiliones: Phalangidae: *Lacinus horridus* PANZ., Opilio *parietinus* DE GEER, *Platybunus* sp. *pullus*, Acaridae, Gamasidae: Parasites coleopterorum LATR., *Ixodes reduvius* CHARL., — Mollusca, Pulmonata, Helicidae: *Helicella obvia* HARTM., *Marta hungarica* WAGNER¹ n. sp., *Vallonia pulchella* MÜLL., *Cepaea vindobonensis* FÉR., Buliminidae: *Chondrula tridens* MÜLL., *Ena obscura* MÜLL., Stenogyridae: *Cochlicopa lubrica* MÜLL., Succineidae: *Succinea oblonga* DRAP., Pupidae: *Pupa frumentum* DRAP., *Pupilla muscorum* MÜLL., *Truncatellina cylindrica* BRANCH., Physidae: *Paraspira spirorbis* L. — Reptilia, Lacertilia, Anguidae: *Anguis fragilis* L., Lacertidae: *Lacerta agilis* L., *L. viridis* LAUR., *L. taurica* PALL. — Ophida, Colubridae: *Natrix natrix* L., *Coronella austriaca* LAUR., Amphibia, Ecaudata, Bufonidae: *Bufo viridis* LAUR., *B. vulgaris* LAUR., Pelobatidae: *Pelobates fuscus* LAUR., Bombinator *pachypus* BONAP., Caudata, Salamandridae: *Triton cristatus* LAUR. — Aves, Charadriornithes, Charadriidae: *Scolopax rusticola* L., Otidae: *Oedinemus oedinemus* L., Coracornithes, Strigidae: *Athene noctua* SCOP. (alle nistend) (9). Mammalia, Insectivora, Talpidae: *Talpa europaea* L. (im Sand), Carnivora, Canidae: *Alopex vulpes* L., Rodentia, Leporidae: *Oryctogalus cuniculus* L., *Lepus europaeus* PALL. — Ungulata, Cervidae: *Caprea capreolus* L.

Wir haben bei der Behandlung des *Agelena*-Nestes die Arbeit des Windes und des Sandes bereits gesehen. Anderweitig konnte ich auch mit eigenen Augen feststellen, wie die starken Winde den Sand aufwühlen und kleine Tiere, Ameisen, Mutillen, Sandwespen, winzige Coleopteren usw., mit sich reißen, so daß diese betäubt und nicht selten auch

¹ Diese Schnecke wird von Herrn Dr. H. WAGNER in einem ungarischen Fachblatt beschrieben werden. Die Art ist ein ungarischer Endemismus und lebt in der Ebene und am Rande derselben.



Abb. 5. Sandwüsten *Juniperetum* von Örkény in die Ebene (Komitat Pest).
Populus-Juniperus Association. Phot. G. STEIN.

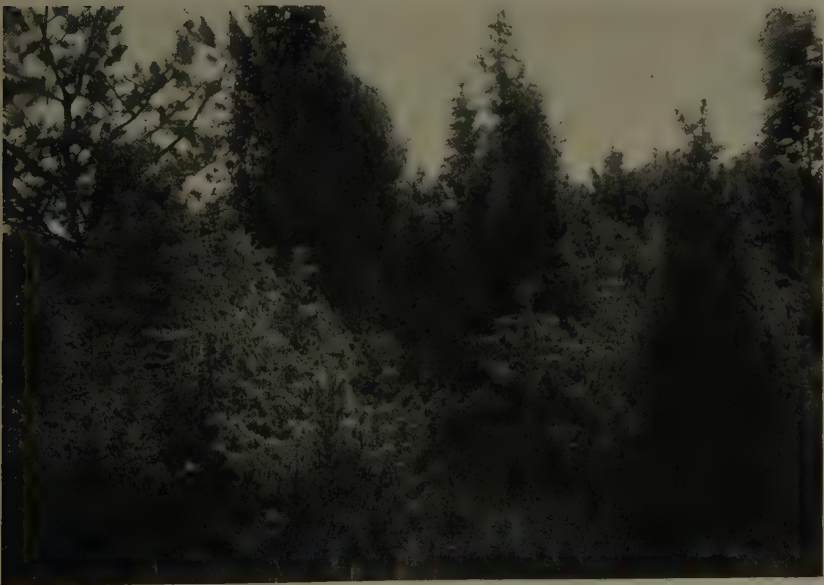


Abb. 6. Bild aus *Juniperetum* von Jeli (Komitat Vas in Westungarn).
Phot. Graf v. AMBROZY-MIGAZZI.

zugrunde gerichtet werden. Doch ist der Sand, wenigstens in den Junipereten, ein solcher Faktor, der Verbreitung und Vermehrung der typisch arenicolen Arten im Wege steht, und so sind in dieser Hinsicht die *Juniperus*-Bestände zum Studium der Sandfauna sehr geeignete Örtlichkeiten (3).

Die Junipereten üben auf dem Sand und auf die Sandwüste eine größere Wirkung aus als umgekehrt. Unter den abfallenden und auf der Erde durch den Wind aufgehäuften großen Nadelblattmengen wird die Nässe sehr gut und lange erhalten und sie bietet dadurch für viele kleine Tiere



Abb. 7. Bild aus *Juniperetum*, des Drau-Gebietes in Darány (Südungarn). Der Boden: Alluvialer Flußsand. Phot. KOLOSVÁRY.

eine sichere Zuflucht. Auch *Enchyträiden-Oligochäten* kann man dort einsammeln. Außerdem baut die große Waldameise aus den abgefallenen Nadelblättern ihr riesiges Nest auf und fühlt sich dementsprechend in den Sandwüstenjunipereten (s. Abb. 5) sehr wohl.

Für überwinternde Arten bieten die Sandfläche und die zahllos am Boden liegenden leeren Häuser der Helicellen einen sehr geeigneten Lebensraum. Das von den genannten Schnecken gebotene Winterquartier wird besonders von einer im Jugendalter überwinternden *Sitticus*-Art aufgesucht.

Bevor ich die geographischen Verhältnisse bespreche, gebe ich ein zusammenfassendes ökologisches Bild über die Übereinstimmung und Divergenz der verschiedenen ungarländischen Junipereten.

Die eigentlich juniperophilen Arten, wie z. B. *Gonocerus juniperi*, *Chlorochrou juniperina*, *Cecidomya juniperina*, *Nothris marginellus*,

Ypsolophus juniperellus usw. sind meist überall zu finden. Sie leben ebenso auf dem *Juniperus* der Ebene, wie an dem der Mittelgebirge und des Drau-Gebietes im Süden.

Die junipericolen Arten hauptsächlich, aber die dominierenden, machen schon zwischen den Junipereten der einzelnen Landteile Ungarns einen Unterschied. Die dominierenden Arten des Juniperetums der Ebene sind z. B. *Mangora acalypha*, *Agelena similis*, *Orsillus depressus*. Auch eine ausgebildete Gemeinschaft zwischen Junipericolen und Juniperophilen (*Agelena-Orsillus-Nothris*) ist hier wahrzunehmen. Die dominierenden Arten Westungarns (Jeli, s. Abb. 6) sind: *Linyphia pinnata*, *Pisaura rufofasciata*, *Chiracanthium incognatum* und eine große Menge anderer, hauptsächlich gewöhnlicher Arten. Doch habe ich zwischen keine besondere Gemeinschaft beobachtet. Die dominierenden Arten des Drau-Gebietes (s. Abb. 7) im Süden auf den größten Junipereten Ungarns sind: *Linyphia pinnata* var. *junip.*, *Dendryphantes rudis*, *Spermophagus cisti*, *Aranea diadema* usw., und ein ziemlich großer Reichtum anderer Arten. Eine besondere Gemeinschaft gibt es hier ebenfalls nicht. Die dominierenden Arten des Juniperetums des Bükk-Gebirges sind *Aranea cucurbitina*, *Linyphia hortensis*, *Theridium pictum.*, *Formica pratensis* und *Laseola tristis*. Hier habe ich die *Blattlaus-Formica-Laseola*-Gemeinschaft gut beobachtet. Die dominierenden Arten des Juniperetums des *Bakony*-Gebirges sind: *Mangora acalypha* und *Linyphia pinnata*, also eine Tieflandart und eine Art der Mittelgebirge.

Diese Abweichungen haben ihren Grund in den Verschiedenheiten des Bodens, weil die räuberischen Arten sich ihre Nahrung nicht nur aus der Reihe der Pflanzenfresser, sondern auch unter den terricolen Arten und fliegenden Insekten der Gegend beschaffen. Der Bodencharakter und die Gegend des Juniperetums determinieren parallel mit den geographischen Verhältnissen die Abbildung verschiedener Tiergemeinschaften und die Dominanz einiger Arten. Die Arten, die auf Wacholder gefunden wurden, sind im allgemeinen in geringer Zahl vorhanden. Offenbar wirkt der Wacholder auf einige Tierarten anziehend, auf andere abstoßend, so kommt es zum Fehlen vieler Formen und zur Dominanz anderer.

Die Junipereten als faunistische Inseln besitzen bezüglich der Tiergeographie keine große Bedeutung, dagegen verehren sie als Reservate einige seltene und vorzugsweise mediterrane Formen, Endemismen, neue Arten (*Marta hungarica*) und neue Varianten (*Linyphia pinn.* var. *junip.*). Endemismen sind: *Yllenus horváthi*, *Marta hungarica*, mediterrane Elemente: *Tarentula schmidtii*, *Argyope lobata*, *Sterrha sacraria*, *Oryctogalus cuniculus* usw. (1 und 7).

Die geographische Lage verändert sehr vieles an dem Bild der einzelnen Junipereten. Die jenseits der Donau liegenden sind im allgemeinen einheitlich, aber sehr verschieden von der Fauna der in der Ebene liegenden.

Jenseits der Donau verliert die Fauna wegen ihrer Fülle und ihres Reichtums viel vom ursprünglichen Charakter, und in Westungarn treten schon unter der Wirkung der Alpen auch alpine Arten auf (*Thanatus alpinus*).

Die genannten Örtlichkeiten sind auf der Karte dargestellt. Die Mangora, die in den Junipereten (*Juniperus Populus Associatio*) der Ebene (I) dominant ist, dringt mit ihrer Dominanz bis zu den Junipereten des Bakonywaldes (*Juniperus Quercus Associatio*) vor (V). Die Dominanz der *Agelena* in der Tiefebene behält wegen der bereits besprochenen Verhältnisse des Sandbodens rein lokalen Charakter. Die Linyphien, die in den Junipereten der Mittelgebirge (*Juniperus Fagus Associatio*) vorherrschend sind (IV), bezeichnen auch jenseits der Donau (Pannonien)

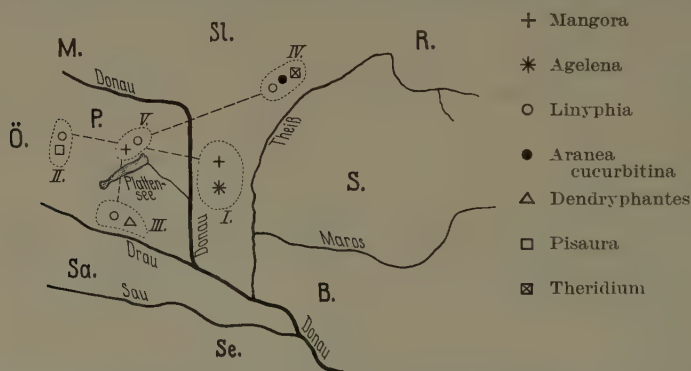


Abb. 8. M. Mähren, Sl. Slovensko, R. Rusinsko, S. Siebenbürgen, B. Bánát, Se. Serbien, Sa. Slavonien, P. Pannonien, Ö. Österreich. I Ebene, II Westungarn, III Südungarn, IV Bükk-Gebirge, V. Bakony-Gebirge.

diejenigen Gegenden, deren Charakter nichts mit den flachländischen gemein hat (II und III) (*Juniperus Fagus* und *Juniperus Alnus*). Jedoch beherbergen die westungarischen und die an der Drau liegenden, ebenso wie die Bükker und die tiefländischen Junipereten eine sie besonders kennzeichnende akzessorische dominante Art. Diese Arten können als lokalführende oder sekundär-dominante Arten bezeichnet werden. Sie sind vom Gesichtspunkt der Faunengenetik für die betreffenden Örtlichkeiten nicht maßgebend. Nur in einem Fall gibt es eine Ausnahme, nämlich bei den Junipereten des Bakonys (V), wo die in erster Linie dominante Art der Mittelgebirge, die *Linyphia* neben der *Mangora*, als eine Art zweiten Ranges in den Hintergrund tritt. Dieser Umstand beweist zugleich, daß die Terrains des Bakonys zwischen den Junipereten der Tiefebene und der Mittelgebirge eine Übergangsrolle spielen.

Die Wirkung der Ebene, die sich jenseits der Donau bis zum Plattensee (und zum „Mezőföld“) erstreckt, kommt an der Drau nirgends zur Geltung. Die Beschaffenheit des Bodens brauchen wir hier nicht zu berücksichtigen,

denn die Junipereten des Bakonys und des Bükk-Gebirges wachsen beide am Kalkstein.

Daraus ist eine tiergeographische Skizze leicht zu entwerfen. Die Wirkung der ungarischen Tiefebene dehnt sich jenseits der Donau bis zu den Rand des Bakony-Gebirges aus, sie endet aber plötzlich im Bükker Mittelgebirge in den westungarischen Vorläufern der Alpen und an der Drau und westlich, von den südlichen warmen Abhängen des Plattensee-hochlandes an fehlt sie gänzlich.

Für Bestimmungen in einzelnen Tiergruppen sage ich meinen Herren Kollegen in der Zoologischen Abteilung des Ungarischen National-Museums meinen herzlichsten Dank.

Literaturverzeichnis.

1. Fauna Regni Hungariae, Bd. 1, 2 u. 3. Budapest 1918. — 2. Jávorka, S.: Flora Hungarica. Studium. Budapest 1925. — 3. Kolosváry, G.: Borókaerdőinkről (Junipereten Ungarns). Az Erdő. März-April 1933. — 4. Arbeiten zur biologischen Grundlegung der Soziologie. Forsch. z. Völkerpsych. u. Soz. 10, 1—2. Leipzig 1931. — 5. Rapaics, R.: Magyarország életföldrajzi térképe. (Eine Biogeographische Karte von Ungarn.) Föld és Ember, 7, 1—2 Szeged. 1927. — 6. Bösenberg, W.: Die Spinnen Deutschlands. Stuttgart 1903. — 7. Chyzer-Kulezynski: Araneae Hungariae. Budapest 1891. — 8. Lambrecht-Kormos: A pilisszántói kőfülke. (Höhle von Pilisszántó.) Földtani Közl. 23, 6. Budapest 1915. — 9. Pauler, A.: Vasvármegye történeti emlékei, 46 (1932). Szombathely. — 10. Soó, R.: A magyar pusztá fejlődésének problémája. Földr. Közl. 59, F. 1—3. Budapest 1931.
-

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.)

DER TRIGEMINO-FACIALISKOMPLEX
UND DIE INNERVATION DER KOPFSEITENORGANE DER
ELRITZE (PHOXINUS LAEVIS).

Von

WOLFGANG MANIGK.

Mit 16 Textabbildungen.

(Eingegangen am 1. Oktober 1933.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Einleitung und Literaturübersicht	65
B. Material und Methodik	68
C. Der Trigemino-Facialiskomplex	68
I. Die Triginus- und Facialiswurzeln	68
II. Das Trigemino-Facialisganglion und die aus ihm hervorgehenden Nerven	72
1. Der R. oticus VII	75
2. Der Tr. ciliaris V	78
3. Der Tr. supraorbitalis (r. ophthalm. superf. VII und V)	78
4. Der Tr. infraorbitalis	81
a) Vom Stamm abgehende Äste	81
b) Der R. maxillaris V (+ R. buccalis VII)	83
c) Der R. mandibularis V	83
5. Der N. palatinus	84
6. Der R. praetrematicus VII	84
7. Der Tr. hyomandibularis	85
a) Der R. opercularis prof. VII und der R. ad m. add. mandib.	86
b) Der R. opercularis superfic. VII	87
c) Der R. buccalis accessorius	88
d) Der R. hyoideus	89
e) Der R. mandibularis ext. VII	90
f) Der R. mandibularis int. VII	90
8. Der R. recurrens VII	91
D. Der N. lateralis vagi	93
I. Die Lateralis post.-Wurzel	93
II. Die Ganglien und Äste des Lateralis posterior und die aus dem intra- craniellen Vagusganglion hervorgehenden Äste	93
1. Der R. supratemporalis ant. X (supratemporalis IX)	94
2. Der R. opercularis X	95
3. Der R. cutaneus dors. X	96
4. Der R. supratemporalis post. X	96
E. Die Kopfseitenorgane und ihre Innervation	97
I. Die freien Sinnesorgane	97
II. Die Seitenkanäle des Kopfes	99
1. Der Supraorbitalkanal	100
2. Der Infraorbitalkanal	100
3. Der Operculo-Mandibularkanal	100
4. Der Temporal- (Haupt-) Kanal	101
5. Der Occipitalkanal	101
Zusammenfassung	101
Literaturverzeichnis	103

A. Einleitung und Literaturübersicht.

Die Cranialnerven der Cypriniden sind durch physiologische Versuche jüngster Zeit (22, 27), in denen die Ausschaltung der Seitenorgane eine wichtige Rolle spielt, Gegenstand besonderen Interesses geworden. Aber gerade über das periphere Nervensystem der Cypriniden sind wir nur unvollkommen unterrichtet. Sowohl die neuere Literatur (48) als auch die ältere (STANNIUS, 91, BAUDELLOT, 11) läßt über viele Fragen, deren eindeutige Beantwortung für einen physiologischen Ausschaltungsversuch notwendig ist, im unklaren.

Auch wenn wir, ganz abgesehen von den Cypriniden, nach der Innervation der Kopfseitenorgane der Fische überhaupt fragen, erhalten wir recht widersprechende Antworten, so daß PLATE (73) z. B. an die Gegenüberstellung verschiedener Fische, bei denen homologe Kopfkanäle bald vom Trigeminus, bald vom Facialis innerviert werden, unter der Voraussetzung, daß diese Tatsache auf Richtigkeit beruhe, Betrachtungen über eine phyletische Uminnervierung knüpft.

Es ist also sowohl vom Standpunkt des Morphologen als auch des Physiologen geboten, der Frage nach der Beteiligung von Trigeminus und Facialis an der Innervation der Seitenorgane der Cypriniden nachzugehen.

Über die Innervation der Seitenorgane stimmen die ersten grundlegenden Arbeiten von EWART (an Selachiern) (24), ALLIS (an dem Knochenganoiden *Amia*) (1) und HERRICK (an dem Teleostier *Menidia*) (39) darin überein, daß die Seitenorgane, gleichgültig, ob sie in Kanälen liegen oder als freie Hautsinnesorgane auftreten, von einem besonderen System von Nervenfasern versorgt werden, die im Tuberculum acusticum der Medulla oblongata als N. lateralis post. (X) und anterior (VII) zusammenkommen. (Auch STANNIUS, der noch nichts von der Natur der Seitenkanäle wußte, erkannte schon die gemeinsame Beziehung dieser beiden Wurzeln zur Medulla oblongata und erwähnt ferner auch, daß ihre „breiten Primitivröhren“ zum Teil mit dem „Facialis“, zum Teil mit dem „Trigeminus“ zu Schleimröhren des Kopfes gehen.) Auch über den peripheren Verlauf der Seitennerven des Kopfes ergibt sich für die drei obenerwähnten Formen im wesentlichen dasselbe: es sind Facialisäste (n. ophth. superf., n. buccalis, n. oticus, n. hyomand.), die die Kopfkanäle innervieren. Der Trigeminus beteiligt sich nicht daran. Daß der Glossopharyngeus bei Selachiern und *Amia* ebenfalls Lateralisfasern führt, dagegen nicht bei *Menidia* und anderen Teleostiern, findet seine Erklärung darin, daß auch bei *Amia*, wie ALLIS (2) bemerkt, der Glossopharyngeus diese Fasern aus dem Lateralis vagi erhält, während sie bei den Telostiern einen mehr oder weniger direkten Weg nehmen, ohne erst in den Glossopharyngeus einzutreten.

Abweichend scheint die Innervation der Seitenorgane nach GUITEL (34) bei *Lophius piscatorius* und bei einer Anzahl Physostomen zu sein, die

COLLINGS (20) beschreibt. Beide Autoren geben an, daß einzelne Kopfkanaäle vom Trigeminus innerviert werden. In Wahrheit liegt hier aber kein Widerspruch vor, zu dem man eine phylogenetische Erklärung suchen müßte (73), sondern GUITEL und COLLINGS bezeichnen die erwähnten Lateralisnerven des Facialis (nn. ophth. superf., bucc. und oticus) ihrer Topographie, d. h. ihrer Verbindung mit Trigeminusästen wegen als Trigeminusäste. Dabei lassen sie die Herkunft der Fasern proximal vom Trigemino-Facialisganglion außer acht, durch die sich ergeben würde (s. HERRICK, 42, über *Amiurus*), daß die drei genannten Nerven den als Facialisästen bezeichneten Lateralisnerven der niederen Formen vollkommen entsprechen. Auch STANNIUS (91) gibt an, daß der Infraorbitalkanal vom R. bucc. trigemini innerviert werde (s. PLATE, 73). Doch liegt auch darin nur ein scheinbarer Widerspruch, denn auch er hatte bereits gesehen, daß die Lateraliswurzel (seine 2. und 3. Wurzel), die jetzt zum Facialis gezählt wird, an Äste des Trigeminus Fasern für die Schleimkanäle abgibt. Sein R. bucc. trigemini ist also nichts anderes als der R. buccalis facialis der späteren Autoren.

Aus alledem ergibt sich, daß die Innervation der Kopfseitenorgane bei den verschiedenen Teleostiern (s. auch 4, 17, 18, 42, 71, 72, 74, 105) einheitlich von Lateralisfasern (Lat. ant.) besorgt wird, die der Facialiswurzel angeschlossen sind, und daß die Unübersichtlichkeit allein durch die voneinander abweichenden Bezeichnungen der Autoren verursacht ist.

Betrachten wir die Bestandteile des Trigeminus und Facialis genauer, so zeigt sich, daß der sog. Facialis der Teleostier z. B. oft einen wesentlichen Teil enthält, der aus der Trigeminuswurzel stammt; umgekehrt laufen in Trigeminusästen Fasern aus dem Facialis; endlich finden sich in beiden Nerven, wie wir oben sahen, Lateralisfasern, die mit der Facialiswurzel in Zusammenhang stehen. Wollte man nun die alten Namen Trigeminus und Facialis aufgeben, weil sich die Fasern beider Nerven peripher durchmischen, so müßte Voraussetzung sein, daß die Zusammensetzung der Nervenwurzeln konstant sei. Aber in einer späteren Arbeit über die *Scleroparei* (6) gibt ALLIS der Vermutung Ausdruck, daß die ursprünglich zum Trigeminussegment gehörigen Lateralisfasern erst sekundär an ihrer Wurzel mit dem Facialissegment verschmolzen seien. Er gibt deshalb der Nomenklatur den Vorzug, die sich auf den peripheren Verlauf eines Nerven stützt, weil dieser konstanter sei als die Lage der zur Verschmelzung neigenden Ganglien und Zentren und nennt in dieser Arbeit die den 1. und 2. Ast des Trigeminus begleitenden Lateralisfasern Lateralis trigemini. Diese Ansicht von ALLIS verdient, weil sie wahrscheinlich dem entwicklungsgeschichtlichen Geschehen am meisten entspricht, bei einer endgültigen Lösung dieser Nomenklaturfrage in erster Linie berücksichtigt zu werden. Einstweilen ist es aber richtiger, diese Frage und die unauflösbaren Schwierigkeiten segmenttheoretischer Betrachtungen (GORONOWITSCH, 33; HALLER, 35) in den Hintergrund treten zu lassen und sich der in der deutschen Literatur viel zu wenig beachteten Lehre von den Nervenkomponenten (STRONG, HERRICK, JOHNSTON) zuzuwenden. Nach dieser Lehre liegt das Hauptgewicht auf der peripheren Endigung einer Faser, d. h. ihrer funktionellen Bedeutung; aus dieser ergibt sich dann, wie zahlreiche Untersuchungen gezeigt haben, ein bestimmter zentraler Verlauf der Faser. Daher verzichten manche Autoren (z. B. HERRICK) auf die Bezeichnung der peripheren Nerven als Trigeminus oder Facialis und geben ihnen indifferente Namen wie Truncus supra-, infraorbitalis und hyomandibularis. Dadurch wird

allen Mißverständnissen vorgebeugt und der Vergleich der verschiedenen Formen miteinander erleichtert. Aus diesem Grunde schließen wir uns in nachfolgender Untersuchung über den Trigemino-Facialiskomplex der Elritze der HERRICKschen Nomenklatur an.

Die Lateralis ant.-Fasern der Facialiswurzel kommen, wie schon aus STANNIUS' Darstellung hervorgeht, mit der Wurzel des Lateralis post. (Lat. X) in dem Lobus post. (STANNIUS) der Medulla oblongata zusammen. MAYSER (66) erkannte zuerst als gemeinsamen zentralen Ursprungsort des Lateralis post. und des N. acusticus das Tuberculum acusticum. Auf Grund seiner Untersuchungen über die Faseranatomie des Teleostiergehirns nannte er die Lateralis post.-Wurzel geradezu die hintere Acusticuswurzel und kam zu der Auffassung, daß die Seitenkanäle der Fische ein akzessorisches Gehörorgan wären. Zu derselben Anschauung hatten schon LEYDIG (63), F. E. SCHULZE (82—84), SOLGER (87—89), BODENSTEIN (14) und später viele andere (s. AYERS, HEILIG) histologische und entwicklungsgeschichtliche Ähnlichkeiten der Sinnesorgane beider Systeme geführt.

Der zentrale Verlauf der primären und sekundären Bahnen des Octavo-Lateralissystems und die gemeinsamen Beziehungen (Nucleus tangentialis, reticularis, MAUTHNERSche Zellen) sind im einzelnen von KAPPERS (52), WALLENBERG (101), STENDELL (92), BERKELBACH v. D. SPRENKEL (13) u. a. (Literatur s. bei KAPPERS, 54) beschrieben worden und haben die von MAYSER angedeutete enge zentrale Verbindung von Labyrinth und Seitenorganen erwiesen. So faßt insbesondere die Komponentenlehre das Acustico-Lateralissystem im somatisch-sensorischen System mit der allgemeinen Hautsensibilität (general cutaneous-Komponente) zusammen und stellt es dem viscerosensorischen gegenüber. Auch dieses hat bei den Fischen Endorgane nicht nur in Schleimhäuten, sondern auch in der äußeren Haut, und es erhebt sich die Frage nach der Natur der freien Hautsinnesorgane und ihrer Beziehung zu den Seitenorganen. Sie wurde noch von LEYDIG und zunächst auch MAURER dahin beantwortet, daß alle diese Organe homologe Bildungen wären. Dagegen wies schon F. E. SCHULZE in seinen grundlegenden histologischen Arbeiten (82—84) nach, daß alle Endorgane des N. lateralis der Fische und Amphibienlarven (Endhügel MERKELS), mögen sie nun in Kanälen oder frei in der Haut liegen, zusammengehören, durch ihre kurzen, birnförmigen Sinneszellen charakterisiert sind und sich dadurch von den Geschmacksknospen (Endknospen MERKELS, becherförmige Organe LEYDIGs) mit ihren langen, fadenförmigen Sinneszellen unterscheiden. Von MERKEL (68), BODENSTEIN (14), WRIGHT (105), MAURER (65) u. a. wurden seine Ergebnisse bestätigt. Vollends bewiesen wurde die Richtigkeit der Anschauungen F. E. SCHULZES durch HERRICK (42). Er zeigte, daß bei *Amiurus* sämtliche Endknospen (terminal buds) der Haut des Kopfes und des Rumpfes von charakteristischen Geschmacksfasern feinen Kalibers innerviert werden, die zum Ganglion geniculi des Facialis ziehen und zentral im Tuberculum impar des Facialis mit jenen, die von den Geschmacksknospen der Mundschleimhäute auf dem Weg über Facialis, Glossopharyngeus und Vagus kommen, im Lobus vagi und dessen vorderer Verlängerung, dem Tuberculum impar facialis zusammengefaßt sind (Literatur über die Geschmacksnerven der Fische s. KAPPERS, 53, 54), daß dagegen freie und in Kanälen liegende Lateralisorgane (neuromasts, Endhügel) von den groben Fasern des Acustico-Lateralissystem innerviert werden.

Die Beobachtung von STENDELL (92), daß bei *Mormyrops* die bei *Mormyrus* vom Lateralis ant. versorgten eigenartigen Sinnesorgane der Schnauzenhaut fehlen und durch ebenfalls vom Lateralis ant. innervierte Endknospen ersetzt werden, und daß bei *Mormyrus* auch ein Ast, der „eine echte Abzweigung des Lateralis“ sei, zu Geschmacksknospen der Zungenschleimhaut ziehe, steht vereinzelt da und bedarf zumal bezüglich der Trigemino-Facialisganglien einer Nachuntersuchung.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Professor Dr. K. v. FRISCH für die Anregung zu dieser Arbeit und sein Interesse an ihrem Fortgang meinen Dank aussprechen, ebenso Herrn Geheimrat Professor Dr. A. BETHE, in dessen Institut ich einen Teil der Arbeit ausführte, für sein Entgegenkommen und für wichtige Ratschläge in histologisch-technischen Fragen.

B. Material und Methodik.

Als Material diente die Elritze (*Phoxinus laevis*), das Versuchsobjekt zahlreicher physiologischer Arbeiten. Köpfe von 2—2,6 cm langen Tieren wurden zum Teil total, zum Teil in der Medianen gespalten in 0,5—1%iger Osmiumsäure 24 Stunden lang fixiert und nach Auswaschen und Entkalken (in 70%igem Alkohol + 2% Eisessig) in Paraffin eingebettet. Da die Osmiumsäure nur wenige Millimeter eindringt, kann es unter Umständen (z. B., wenn man ganze Köpfe untersuchen will) von Nutzen sein, zu wissen, daß auch noch nach Fixierung und Entkalkung nach NAKAMURA die Anwendung der Osmiumsäure für die Verfolgung peripher liegender Nerven ausreichende Resultate geben kann. Die zentralen, von der Osmiumsäure nicht erreichten Teile solcher Präparate kann man nachträglich durch Gegenfärbung, z. B. mit Hämatoxylin-Eosin, darstellen. Von den Schnittserien, die die osmiumgeschwärzten Nerven bis in die letzten Verzweigungen zeigen, wurden graphische Rekonstruktionen des Trigeminus und Facialis und des Seitenkanalsystems des Kopfes angefertigt. Ferner wurden andere, mit Hämatoxylin-Eosin gefärbte Schnittserien, makroskopische Präparate der Kopfkanäle, Nerven und Nervenwurzeln größerer (bis 9 cm langer) Tiere und die Darstellung der freien Hautsinnesorgane und Kanalporen an in toto in 1%ige Chromsäurelösung gelegten Tieren zur Kontrolle und Ergänzung herangezogen.

C. Der Trigemino-Facialiskomplex.

Es zeigt sich, daß auch bei *Phoxinus* sich bereits intracraniell innerhalb des Trigemino-Facialisganglions Facialisfasern dem Trigeminus beimischen, so daß ein peripher einheitlich scheinender Nerv sowohl Trigeminus- als auch Facialisfasern enthalten kann (s. Einleitung S. 66). Außerdem ziehen Trigeminusfasern zum Stamm des Facialis und erreichen ihn extracraniell, so daß auch er im Sinne der Komponentenlehre kein einheitlicher Nerv ist. Dagegen kommen reine Trigeminus- oder reine Facialisäste nur ausnahmsweise vor. Wir werden daher von „Trigeminus“ und „Facialis“ nur in Zusammenhang mit den Wurzeln dieser beiden Nerven und mit jenen Fasern reden, die ausschließlich in einer von beiden ihren Ursprung nehmen.

I. Die Trigeminus- und Facialiswurzeln.

Während HÜSEMANN (48) bemerkt, daß die Ursprungsstellen des Trigeminus und Facialis sich bei den Karpfenfischen in der Regel nicht voneinander trennen lassen, kann man bei *Phoxinus* schon makroskopisch zwei Hauptwurzeln des Trigemino-Facialiskomplexes erkennen.

STANNIUS (91) hat diese beiden auch von älteren Autoren (BÜCHNER bei *Cyprinus*) beschriebenen Wurzeln noch weiter zerlegt, und zwar bei einigen Fischen in 5, bei anderen (darunter die Cypriniden) in 4 Wurzeln. GORONOWITSCH (33) findet bei

Lota sogar 6 Einzelwurzeln. GORONOWITSCH'S Einteilung ist bereits von anderer Seite kritisiert worden (39, S. 366). STANNIUS' Wurzeln lassen sich dagegen leicht mit denen, die wir auf Grund der Komponentenlehre finden, in Einklang bringen. Nach dieser Lehre, wie sie HERRICK auf die Cranialnerven des Teleostiers *Menidia* anwendete, unterscheidet man hauptsächlich folgende funktionelle Komponenten (Einzelheiten bei HERRICK, ferner GOODRICH, 32):

A. Somato-sensorisch:

1. General cutaneous-System: Definiert durch freie Nervenendigungen in der Haut und zentralen Zusammenhang im spinal V tract (rad. desc. V) bzw. Dorsalhorn des Rückenmarks.

2. Acustico-Lateralissystem: Periphere Seitenorgane und Labyrinth, zentral tuberculum acusticum der Medulla oblongata. Seine Fasern haben weite und dicke Markscheiden.

B. Viscero-sensorisch:

3. Communissystem: Peripher viscerele und Schleimhautoberflächen und Geschmacksknospen des Mundes und der äußeren Haut. Diese Fasern zeichnen sich durch ihr feines Kaliber und ihr Zentrum im Lobus vagi und dessen frontaler Fortsetzung, dem Lobus VII, aus.

C. Somato-motorische und

D. viscero-motorische Komponente.

Bei den Teleostiern hat sich das General cutaneous-System (abgesehen vom Vagus) auf die Trigeminuswurzel konzentriert, und das uns hier besonders interessierende Lateralissystem schließt sich mit seinem Lateralis ant. der Facialiswurzel an und begleitet mit seinem Rumpfteile, dem Lateralis post., den Vagus.

Da wir das Hauptgewicht auf die Innervation der Seitenorgane legten, und unsere Schnittserien dementsprechend vor allen Dingen die Verteilung der distalen Nervenendigungen erkennen lassen, haben wir die zentralen Zusammenhänge, über die wir auch für die Cypriniden besser unterrichtet sind (s. Einleitung), nur soweit berücksichtigt, als nötig war, um über die Natur der Nervenwurzeln Aufschluß zu erhalten.

Die vordere der beiden obenerwähnten Wurzeln ist, da sie den motorischen Trigeminus und die General cutaneous-Komponente enthält, als die Trigeminus-, die hintere, in der sich der motorische Facialis und die Communiskomponente finden, als die Facialiswurzel zu bezeichnen.

Die *Trigeminuswurzel* (Abb. 3) ist wesentlich schmaler, liegt etwas tiefer als die Facialiswurzel und erreicht, lateral von der Lat. ant. dors.-Wurzel des Facialis bedeckt, von der medialen Seite her den mittleren Teil des Trigemino-Facialisganglions (Abb. 9—11). Sie setzt sich zentral aus zwei Teilen zusammen (beide Teile zusammen = STANNIUS' 1. Wurzel): Caudalwärts zieht der umfangreichere, sensible Anteil; davon bildet die Hauptmenge die absteigende Trigeminuswurzel (MAYSERS ascend. V), die als ovaies Bündel durch die ganze Medulla oblongata zu verfolgen ist. Er enthält die General cutaneous-Komponente HERRICKS, d. h. sämtliche Fasern der allgemeinen Hautsensibilität des Kopfes, z. B. auch diejenigen, die peripher im Facialis verlaufen und im R. communicans V ad VII zum Ganglion Gasseri gelangen. Kurz vor dem Austritt empfängt diese Wurzel als schmales Bündel den motorischen Trigeminus. Die motorischen Fasern treten nur in den Tr. infraorbitalis (R. mandibularis V) ein.

Die *Facialiswurzel* entspringt von der Seitenwand der Medulla oblongata mit zwei voneinander getrennten Portionen. Erstens (Abb. 3, rad. VII sens.) mit einer starken dorsalen Portion, die etwas frontal und dorsal von der vorderen Acusticuswurzel liegt, den, wie wir sehen werden, sensiblen Anteil darstellt und sich gleich nach ihrem Austritt auf ihrem Verlauf nach frontal und ventral an die mediale Wand des Utriculus anlegt. Zweitens (Abb. 3, 12, 13, mot. VII) einer dünnen, ventralen, motorischen Portion, die unmittelbar vor der Acusticus ant.-Wurzel entspringt und zunächst mit ihr eng verbunden frontalwärts verläuft, das Ganglion geniculi auf der dorsalen Seite erreicht und dann ventrolateral vom Ganglion der Lat. ant. ventr.-Wurzel zu liegen kommt.

An der Bildung der dorsalen Facialiswurzel in der Medulla oblongata beteiligen sich drei verschiedene Fasersysteme. Der Hauptteil besteht aus sensiblen Fasern (STANNIUS' 4. Wurzel bzw. 3. der Cypriniden; MAYSERS dorsale gekniete V-Wurzel), die vom Tuberculum impar des Facialis (Lobus V von WRIGHT und MAYSER) kommen und den medialen Teil der dorsalen Facialiswurzel bilden (Abb. 12, VII Comm.). Dieser Teil stellt die Communiswurzel HERRICKs dar. In ihr finden sich sämtliche von Geschmacksknospen der äußeren Haut des Kopfes und des Rumpfes (*R. recurrens*) und von den Geschmacksknospen und freien Endigungen der Schleimhäute des vorderen Mundabschnittes (die dahinter gelegenen werden von N. IX und X innerviert) kommenden Nervenfasern zusammen. Im weiteren Verlauf sind diese Fasern an ihrer Feinheit und der großen Zahl endoneuraler Zellen gut zu erkennen. Der hintere Teil dieser Wurzel tritt sofort nach ihrem Austritt, von der Wurzel des Lat. ant. ventr. bedeckt, nach ventral und bildet den hinteren Abschnitt des Ganglion geniculi. Der vordere zieht ventral von der Lat. ant. dors.-Wurzel frontalwärts (Abb. 11, VII sens.) und tritt in den vorderen Abschnitt des Ganglions ein, aus dem sich die Communis-elemente der Trigeminasäste bilden.

Das Tuberculum impar des Facialis ist eine Verschmelzung der beiden ursprünglich getrennten Lobi VII (GORONOWITSCH) und stellt das Zentrum des Facialisgeschmackes dar (HERRICK, KAPPERS). EVANS hat neuerdings (23) gezeigt, daß die relative Größe des Tuberc. imp. ebenso wie die des Lobus vagi in Beziehung zu der Ernährungsweise der Fische steht. In Übereinstimmung mit EVANS' Untersuchungen finden wir bei *Phoxinus* Ernährungsweise und Bau entsprechend der Gruppe 2 (*Rutilus*, *Scardinius*, *Leuciscus*) der von diesem Autor aufgestellten 3 Typen von Cypriniden.

Der zweite Anteil der dorsalen Facialiswurzel wird von den Lateralisfasern (Lat. ant.) gebildet (STANNIUS' 2. und 3. Wurzel bzw. 2. der Cypriniden). Nach rückwärts lassen sie sich, an ihrem großen Durchmesser kenntlich, im dorsalen Drittel und lateralen Rand der Medulla

oblongata bis ins Tub. acustic. verfolgen, wo sie mit der Lateraliswurzel des Vagus zusammenkommen. In der dorsalen Facialiswurzel sammeln sich also auch sämtliche Fasern, die zu Seitensinnesorganen des Kopfes gehören, mit Ausnahme von denen, die von den R.R. supratemp. ant. und post. des Lateralis vagi innerviert werden. Die Lat. ant.-Fasern nehmen kurz nach ihrem Austritt aus der Medulla oblongata den dorsalsten und lateralen Teil der Facialiswurzel ein und teilen sich dann in zwei Bündel, den Lat. ant. dors. und ventralis (Abb. 11, 12).

Nach STANNIUS sind die beiden Lat. ant.-Bündel bei einer Gruppe von Fischen (*Trachinus*, *Agonus*, *Trigla*, *Scomber*, *Pleuronectes*, *Silurus* u. a.), bei denen er 5 Wurzeln des Trigemino-Facialiskomplexes findet, auch bei ihrem Ursprung als „2. und 3. Wurzel“ getrennt, bei einer zweiten Gruppe dagegen einheitlich (*Cyprinus*, *Tinca*, *Leuciscus*, *Perca*, *Gadus*, *Lota* u. a.) (= 2. Wurzel). Aus der Tatsache, daß spätere Untersucher (ALLIS für die *Scorpaeniden*, *Trigliden* und *Scomber*, 4 u. 6, HERRICK für *Amiurus*, 42) bei nahen Verwandten oder sogar denselben Fischarten der ersten Gruppe die Lateraliswurzel einheitlich fanden, geht hervor, daß zwischen diesen beiden Gruppen kein wesentlicher Unterschied besteht. Vielmehr scheint bei allen bisher untersuchten Fischen für die beiden ersten Trigeminusäste ein besonderes Bündel von Lateralisfasern zu existieren, das ein mehr dorsal gelegenes Ganglion bildet und andererseits ein besonderes Bündel für den Facialis, das in einem mehr ventral gelegenen Ganglion endet. *Phoxinus* schließt sich am meisten den bei *Menidia* (39) bestehenden Verhältnissen an.

Das frontale Bündel (Lat. ant. dors.) liegt von allen Facialiswurzeln am weitesten dorsal und läuft fast horizontal frontalwärts (Abb. 3, 11). Dabei bedeckt es die Trigeminuswurzel von lateral her. Erst weiter vorn tritt es in Zusammenhang mit dem V-VII-Ganglion und bildet hier das Ganglion des Lat. ant. dors. (Abb. 3, 9, 10), aus dem der R. oticus und die die beiden ersten Trigeminusäste begleitenden Lateralisfasern hervorgehen (R. ophth. superf. VII und R. bucc. VII). Das hintere Bündel (Lat. ant. ventr.) breitet sich nach ventral und frontal aus. Es bedeckt die Communiswurzel und das Ganglion geniculi von lateral (Abb. 3, 11, 12). Nach caudal grenzt es mit seinem gangliösen Teil an die ventrale (motorische) Facialiswurzel und bildet so den hinteren Rand der dorsalen Wurzel (Abb. 12). Aus seinem Ganglion (Ganglion Lat. ant. ventr.) kommen die Lateralisfasern für den Truncus hyomanibularis.

Die 3. Wurzel [STANNIUS' 5. Wurzel bzw. 4. der Cypriniden, MAYSERS ventrale, gekniete V (VII-)Wurzel] ist die motorische. Ihre Fasern schließen sich, weit getrennt von der dorsalen Wurzel, wie oben beschrieben, der Acusticus ant.-Wurzel an (Abb. 3, 13, 12), um weiter frontal in den Facialisstamm einzutreten.

II. Das Trigemino-Facialisganglion und die aus ihm austretenden Nerven.

Trigeminus- und Facialiswurzel treten in eine große Ganglienmasse ein, die in ihrer ganzen Ausdehnung intracraniell liegt, sich nach vorne bis zum Austritt des Tr. supraorbitalis aus dem Schädel, nach hinten

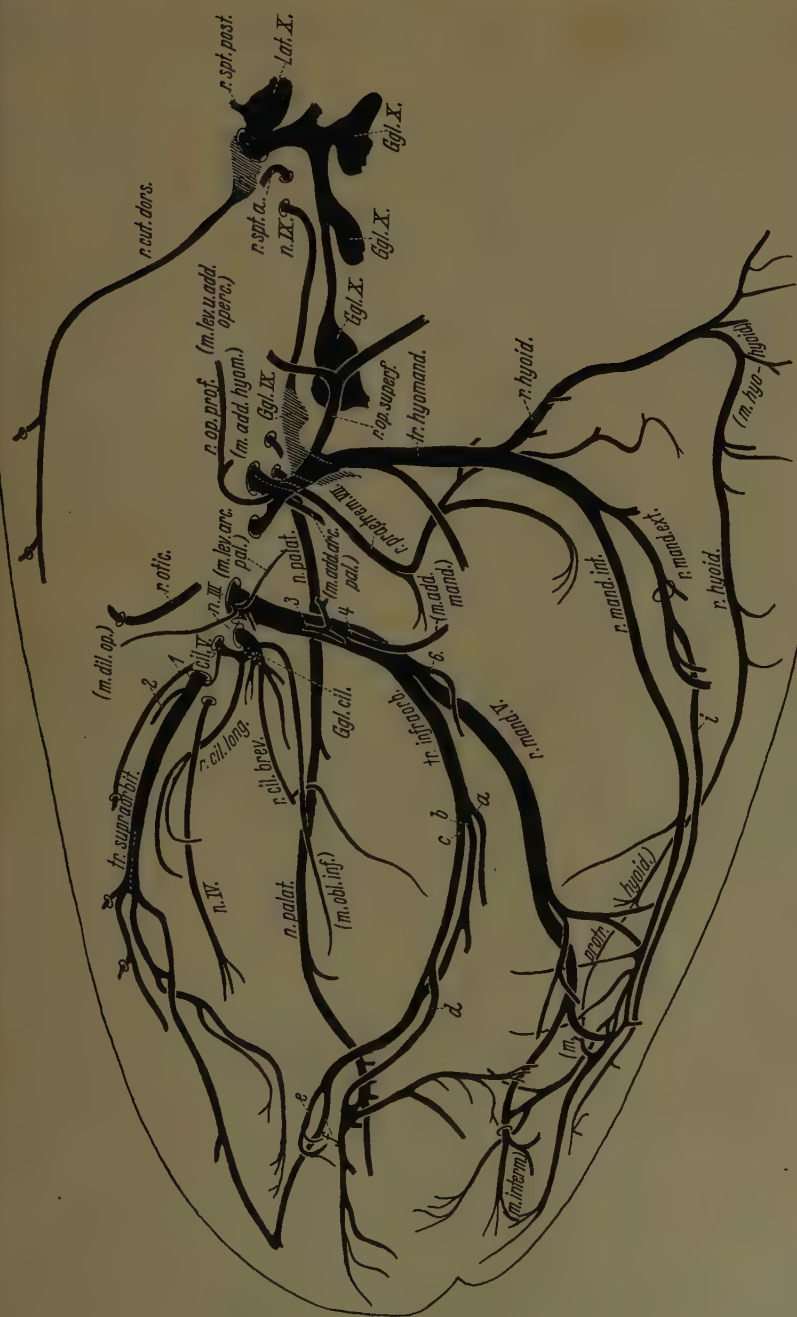


Abb. 2. Wie Abb. 1. Doch sind nur die tiefer gelegenen Nerven dargestellt.

bis zur Abducenswurzel erstreckt (Abb. 3). An dieser Ganglienmasse lassen sich (wenn wir zunächst von dem im vordersten Teil liegenden Sympathicusanteil absehen) drei große Abschnitte unterscheiden.

1. Die *Lat. ant.-Ganglien*, die zur Facialiswurzel gehören und sich vom Eintritt der Wurzel ins Ganglion bis vorn zum Schädelaustritt des Tr. supraorbitalis finden. Sie zerfallen wieder in zwei Abschnitte: Das *Lat. ant. ventr.-Ganglion*, das die laterale und dorsale Fläche des Ganglions im Bereich des Schädelaustritts der reinen Facialisäste (hinterer Stamm des Tr. hyomandibularis, N. palatinus und R. praetrematicus VII) einnimmt, und das *Lat. ant. dors.-Ganglion*, das frontal vom Facialisaustritt im dorsalen Teil der Ganglienmasse liegt. Die Lateralisganglien sind mit den übrigen Ganglien eng verbunden, lassen sich histologisch aber deutlich von diesen auseinanderhalten. Die Ganglienzellen liegen in ihnen nämlich nicht dicht nebeneinander wie im Ganglion Gasseri und im Ganglion geniculi, sondern sind nur vereinzelt in die Lateralisfasern eingestreut (Abb. 11, 10, 9), ganz so wie im Ganglion des N. lateralis vagi, das ein reines Lateralisganglion ist, und ähnlich wie die Ganglienzellen in den Acusticusästen angeordnet sind. Ferner sind die einzelnen Ganglienzellen im Durchschnitt etwas kleiner als die des Ganglion Gasseri und größer als die des Ganglion geniculi.

2. Das *Ganglion Gasseri* (V) bildet die Hauptmasse des vorderen Teils der Ganglienmasse vom Abgang des R. communicans V ad VII bis zum Austritt des Tr. supraorbitalis. In diesem Abschnitt hat die gesamte Ganglienmasse einen annähernd kreisförmigen Querschnitt (Abb. 9). Dorsal liegt das eben erwähnte Ganglion *Lat. ant. dors.* Die ventrale Hauptmasse von vorwiegend großen Ganglienzellen entspricht dem Ganglion Gasseri, das nach hinten zu in das Ganglion geniculi des Facialis übergeht, ohne daß eine scharfe Trennung möglich wäre. Lateral finden sich Communisfasern, die vom Ganglion geniculi kommen und zum Teil mit dem Tr. supraorbitalis, zum Teil mit dem Tr. infraorbitalis den Schädel verlassen. In dem ventralen Bezirk liegt der vorderste Teil des Kopfsympathicus.

Der Kopfsympathicus, der zunächst an die laterale Seite der Aorta dors. angelegt längs der Schädelbasis und dann mit der Aorta dors. lat. nach lateral dicht an die mediale Seite des vordersten Branchialganglions des Vagus läuft, steigt auf der Ebene des Austritts des N. palatinus an der medialen Seite des Glossopharyngeusganglions vorbei mit der A. carotis int. herauf in den Winkel, den der aus dem Schädel tretende R. praetrematicus VII (medial) und der hintere (Facialis-)Stamm des Tr. hyomandibularis (dorsolateral) bilden (Abb. 11). Hier hat er sein letztes extracranielles Ganglion und läßt sich auf unseren Präparaten nicht weiter in der intracraniellen Ganglienmasse verfolgen. Wir wissen aber aus physiologischen Untersuchungen (v. FRISCH, 26), daß Sympathicusfasern im Tr. supra- und infraorbitalis verlaufen. Ferner haben v. FRISCHs Versuche auch ergeben, daß die Beimischung pigmentomotorischer Sympathicusfasern zu den Trigeminusästen sich außerhalb des Gehirns vollziehen muß. Nach unseren Präparaten, die allerdings nicht für die spezielle Untersuchung des Sympathicus-

verlaufs bestimmt waren, findet diese Beimischung innerhalb des intracraniellen Ganglions auf dem Abschnitt zwischen Facialisaustritt und Abgang der Trigeminus-äste statt.

Ventral liegt der hintere Abschnitt des Ganglion Gasseri der intracranialen Strecke der Vena jugularis auf. Die mediale Grenze wird vom N. trochlearis gebildet, der sich dicht an das Ganglion anlegt (Abb. 8).

Das Ganglion Gasseri ist das Ganglion der Fasern der allgemeinen Hautsensibilität des Kopfes (General cutaneous-Komponente) mit Ausnahme der vermutlich im R. cutan. dors. X verlaufenden Fasern.

3. Das *Ganglion geniculi VII* stellt die Hauptmasse der hinter dem Ganglion Gasseri gelegenen Ganglien dar. Abgesehen von seiner frontalen Grenze (s. oben) läßt es sich gegen alle andern Nerven Elemente deutlich abtrennen. Da die Beimischung der General cutaneous-Fasern zu den Facialisästen extracraniell (R. communicans V ad VII) stattfindet, bleibt nur die Abgrenzung gegen die Lateralis Elemente zu besprechen. Sie tritt noch deutlicher zutage als die des Ganglion Gasseri gegen dieselben Elemente. Das Ganglion geniculi zeichnet sich nämlich dadurch aus, daß in ihm bunt durcheinandergewürfelt sehr große und sehr kleine Ganglienzellen dicht nebeneinander liegen. Dadurch ergibt sich auch eine gewisse Abgrenzung gegen das Ganglion Gasseri, vor allem aber gegen das eng mit ihm verbundene Ganglion Lat. ant. ventr., das den lateralen und dorsalen Teil einnimmt (Abb. 11). Die gesamte Ganglienmasse bekommt hinter dem Ganglion Gasseri eine mehr und mehr seitlich zusammengedrückte Gestalt. Der dorsoventrale Durchmesser erreicht seine größte Länge auf der Ebene, wo die Facialiswurzel eintritt. Caudal von dieser Stelle hat das Ganglion, das hier nur noch vom Ganglion geniculi gebildet wird, wieder einen mehr runden Querschnitt. In seinem ventralen Rand verläuft eine Strecke weit der N. abducens (Abb. 12, 13). An der Stelle, wo der Abducens eintritt, finden sich die letzten Ganglienzellen. Weiter hinten setzt sich das Ganglion in den R. recurrens VII fort (Abb. 14).

Das Ganglion geniculi, das also nur mit dem Ganglion Gasseri verwachsen, im übrigen aber isolierbar ist, stellt ein viscerosensibles (Communisganglion) dar. Seine afferenten Fasern kommen aus dem R. palatinus, R. praetrematicus VII und R. recurrens VII (die alle drei ausschließlich von ihnen gebildet werden), ferner aus den die Tr. hyomandibularis-, Trigeminus- und Lateralis-äste (z. B. R. oticus) begleitenden Anteilen, d. h. Fasern, die zum Teil von der Schleimhaut und von Geschmacksknospen gewisser Teile der Mundhöhle, zum Teil von Geschmacksknospen der äußeren Haut kommen.

In einer kurzen Bemerkung über *Carassius auratus* sagt HERRICK (43), daß das *Ganglion geniculi* hier von allen anderen Ganglienmassen des Trigemino-Facialis-komplexes deutlich trennbar sei. Wenn dies auch bezüglich des frontalen Teils, aus dem die die Trigeminus-äste begleitenden Commisuralelemente hervorgehen, gelten soll, so müssen die Verhältnisse beim Goldfisch anders liegen als bei *Phoxinus*

und den von STANNIUS untersuchten Cypriniden, der bei ihnen stets eine unvollkommene Trennung von Trigemino- und Facialisganglien beobachtete. Dies abweichende Verhalten wäre einigermaßen verständlich, wenn man bedenkt, daß beim Goldfisch im Verhältnis zu *Phoxinus* das System der Geschmacksfasern enorm entwickelt ist und dadurch zu einer größeren Selbständigkeit gelangt sein könnte.

1. Der Ramus oticus VII.

Aus jenem oben beschriebenen Lat. ant.-Bündel, das in den oberen Abschnitt des Trigemino-Facialisganglions hinzieht, steigt, kurz bevor sich dies Bündel in seine zwei Teile teilt, im Schädel ein Nerv auf, der in der Hauptsache aus Lateralisfasern, aber auch aus Communis- und anscheinend auch aus General cutaneous-Elementen besteht und als R. oticus zu bezeichnen ist (Abb. 1, 3, 8). Er teilt sich in drei Äste. Der stärkste von ihnen durchbohrt das Sphenoticum und innerviert Sinnesorgan 6 und 7 des Temporalkanal (Abb. 1) und eine Gruppe postorbitaler freier Lateralisorgane. Von den beiden vorderen, sehr dünnen Ästen innerviert der eine nach Abgabe einer feinen Anastomose zu einem Endast des R. cut. dors. X Sinnesorgan 1, der andere Sinnesorgan 2 des Supraorbitalkanal (auf der anderen Seite desselben Tieres wird es von einem Ast des Tr. supraorbit. innerviert) und einige freie Lateralisorgane.

STANNIUS hat den R. oticus, der von HÜSEMANN (48) übrigens nicht erwähnt wird, als „dorsalen Schädelhöhlenast“ bei *Tincā*, wo er einen ganz ähnlichen Verlauf hat, beschrieben. Auch bei diesem Fisch geht, was zunächst absonderlich erscheinen mag, ein vorderer Ast zu Schleimröhren im Gebiet des R. ophth. superf. VII. Gewöhnlicherweise gehört nämlich der R. oticus zum R. bucc. VII. Bei *Gadus* z. B. geht er erst innerhalb der Augenhöhle vom R. bucc. ext. ab, um dann durch das Postfrontale (Sphenoticum) zu treten (COLE, 18). Auch bei den Macruriden (PFÜLLER, 72) steigt er als Ast des Bucc. an der Außenwand des Schädels zum Sphenoticum empor. Bei *Menidia* (39), wo er von dem frontalen, extracraniellen Abschnitt des Trigemino-Facialisganglions zwar von einer Stelle abgeht, die gerade an der Gabelung des Lat. ant. dors. in den R. ophth. und den R. bucc. liegt, setzt er sich aus dem R. oticus und bucc. ext. zusammen und beweist dadurch seine Zugehörigkeit zum R. bucc. Andererseits gibt COLLINGE (20) an, daß er z. B. bei *Esox* in engstem Zusammenhang mit dem R. ophth. superf. entsteht und einen Zweig des Supraorbitalkanal innerviert. Bei *Amiurus* endlich entsteht unmittelbar hinter dem R. oticus ein Lateralisast, der nach HERRICK (42) zwei Äste hat, denen bei *Amia* (ALLIS, 2) Nerven entsprechen, die die anterior pit line und das 7. Supraorbitalorgan innervieren. Bei *Amia* nun gehen diese Nerven vor dem R. oticus vom R. ophth. superf. VII ab, woraus zu entnehmen ist, daß die morphologischen Beziehungen des R. oticus zum R. ophth. VII einerseits und R. bucc. VII andererseits nur lose sind. Es ist also nicht zu verwundern, wenn solche Äste, die

augenscheinlich zum Supraorbitalisgebiet gehören, sich, wie in dem abgebildeten Fall von *Phoxinus*, mit dem R. oticus verbinden, zumal in einer anderen Serie das am weitesten caudal liegende Organ des Supraorbitalkanals von einem intracranialen Lateralisast innerviert wird, der frontal und getrennt vom R. oticus aufsteigt.

Daß den R. oticus außer Lateralisfasern auch Communis- und Generalcutaneous-Fasern begleiten können, zeigt das Beispiel von *Menidia* (39), *Amiurus* (42), *Batrachus* (71), *Scorpaena* (6) usw. Wenn also auch diesen Nerv verschiedene Fasern und Äste begleiten, so daß er bei verschiedenen Formen Gebiete verschiedener Ausdehnung innerviert, so ist doch der Teil, der ihm den Namen gibt, d. h. der R. oticus im engeren Sinne, konstant und dadurch charakterisiert, daß er vom Lat. ant. aufsteigt, durch das Sphenoticum tritt und den postorbitalen Abschnitt des Temporal-(Haupt-)Kanals innerviert.

2. Der *Truncus ciliaris* V.

Aus der ventralen Seite des unmittelbar vor dem Abgang des Tr. infraorbitalis liegenden Teiles des V—VII-Ganglions geht der *Truncus ciliaris* V aus dem Schädel (Abb. 1, 5). Nach medial und ventral sendet er zum Ganglion ciliare die *Radix longa* und nach frontal und dorsal unmittelbar auf der Schädelwand ein dünnes Nervenbündel zum Tr. supraorbitalis, während seine Verlängerung der R. ciliaris long., dem lateralen Rand des M. rectus sup. folgt und innerhalb der Chorioidea zur Iris läuft (Abb. 2).

Mit dem Tr. ciliaris V verbunden tritt bei gewissen Elasmobranchiern, Cyclostomen und Ganoiden ein R. ophth. profundus auf, der von einem eignen Ganglion entspringt. Dieser Nerv darf nicht verwechselt werden mit WRIGHTS R. ophthalm. profundus der Siluriden (s. HERRICK, 42) und GORONOWITSCHS R. ophthalm. profundus (s. ALLIS, 4, S. 248), die beide identisch mit unserem R. ophthalm. superf. V sind. Der R. ophthalm. prof. wird jetzt vielmehr als der Dorsalteil eines besonderen, prämandibularen Hirnnerven angesehen (64, 102). Bei den Ganoiden ist er in wechselnder Ausdehnung vorhanden. Sein Frontalast schließt sich mehr oder weniger dem R. ophth. superf. V an. Bei *Amia* (2) ist er bereits bis auf die Portio ophthalm. prof. zurückgebildet und hinterläßt nur die zuweilen (z. B. bei *Scomber*) vom Trigeminus isolierbare Gehirnwurzel, sein Ganglion mit der *Radix cil. longa* und den R. cil. longus. Bei *Phoxinus laevis* fehlt er ebenfalls. Hier läßt sich auch sein Ganglion nicht mehr vom Trigeminusganglion trennen. Ob die oben beschriebenen Fasern, die zum Tr. supraorbitalis laufen, ein Rest der Portio ophthalm. prof. oder sympathische Fasern sind, soll hier nicht entschieden werden.

3. Der *Truncus supraorbitalis* (RR. ophthalm. superf. VII und V).

Aus dem frontalsten Teil des V—VII-Ganglions geht der Tr. supraorbitalis hervor. Er setzt sich aus drei verschiedenen Anteilen zusammen. Die Fasern mit sehr weiten Markscheiden und dicken Achsenzyklindern stammen aus dem Lat. ant. dors. (s. oben, Abb. 7—10). Noch bevor sich die Trigeminuswurzel in dem Ganglion verteilt, schließen sich dem Lateralisbündel zwei Gruppen feiner Fasern an, die als Communisfasern

aufzufassen sind (Abb. 5—9). Im Bereich des Ganglion Gasseri hebt sich dieser aus Lateralis- und Communisfasern gebildete Nervenstrang deutlich vom Ganglion ab (Abb. 5). Aus dem Rest der Ganglienzellen, die noch nach Abgabe des Trigeminiusstammes und des Tr. ciliaris übrigbleiben, bildet sich der Trigeminusanteil (General cutaneous-Komponente) für den Tr. supraorbitalis.

Der Stamm setzt sich also bei seinem Austritt aus dem Schädel zusammen aus 1. Lateralisfasern, die etwas weniger als die Hälfte seines Querschnittes und im weiteren Verlauf seinen dorsalen Teil einnehmen; 2. aus den sensiblen Facialisfasern (Communiskomponente), die den kleineren und 3. sensiblen Trigemini fasern (General cutaneous-Komponente), die den Hauptteil der feinfaserigen ventralen Hälfte ausmachen. Die beiden zuletzt genannten Teile verschmelzen miteinander, so daß sie nicht mehr weiter getrennt verfolgt werden können.

Der Nerv, den sie bilden, wird, wenn er getrennt von der Lateraliskomponente des Tr. supraorbitalis auftritt, trotzdem er, wie ALLIS bei *Amia* und HERRICK bei *Menidia*, *Amiurus* und *Gadus* finden, auch Communis-, also Facialiselemente enthält, gewöhnlich als R. ophthalm. superf. V bezeichnet. So ist bei manchen Teleostiern der Tr. supraorb. bereits bei seinem Eintritt in die Augenhöhle in zwei Stränge geteilt (STANNIUS). Der obere wird dann von Lateralisfasern gebildet und R. ophthalm. superf. VII genannt, der untere ist der R. ophthalm. superf. V (R. ophthalm. profundus WRIGHT und GORONOWITSCH). Diese beiden Äste können auch schon im Schädel getrennt sein und dann jeder durch eine eigene Öffnung austreten (z. B. *Silurus*). Daß bei *Phoxinus* eine sekundäre Verschmelzung vorliegt, geht aus der Beobachtung eines Falles hervor, bei dem auf der rechten Seite der Tr. supraorb. als einheitlicher Nerv durch eine einzige Schädelöffnung tritt, während links zunächst der ventrale Teil des Stammes, der aus dem Ganglion Gasseri hervorgeht, für sich durch eine Öffnung tritt und der dorsale Teil unmittelbar darauf ebenfalls durch eine besondere Öffnung den Schädel verläßt, worauf sich beide Nerven wieder zu einem vereinigen. Ähnliches beschreibt STANNIUS für *Tinca*. Die anfänglich mehr oder weniger deutlich vorhandene Trennung des R. ophthalm. superf. V und VII geht, da sie sich in den Endästen miteinander vermischen, im weiteren Verlauf wieder verloren. Der R. ophthalm. prof. existiert bei *Phoxinus* nicht (über diesen Nerv s. Tr. ciliaris V).

Während der Tr. supraorb. aus dem Schädel austritt, empfängt er eine Anastomose aus dem Ciliarnervenstamm (s. d.) und gibt einen Ast (1, Abb. 1) in die Schädelhöhle zurück, der Sinnesorgan 3 des Supraorbitalkanals und freie Hautsinnesorgane zwischen Supraorbitalkanal und dorsalem Augenrand innerviert. Auf der anderen Seite desselben Tieres, auf der das Sinnesorgan 2 näher als bei 3 liegt, wird es ebenfalls von diesem Ast innerviert. Der zweite Ast (2, Abb. 1) geht zu freien Lateralisorganen.

Unter dem lateralen Rand des Frontale teilt sich der Tr. supraorb. in drei Äste (Abb. 1, 2). Der oberste von ihnen enthält vorwiegend dicke Lateralisfasern und entspricht dem vorderen Teil des R. ophthalm. superf. VII. Er versorgt die Kanalorgane 4—8 und den Supraorbitalkanal begleitende freie Lateralisorgane. Der mittlere und der untere dünnere

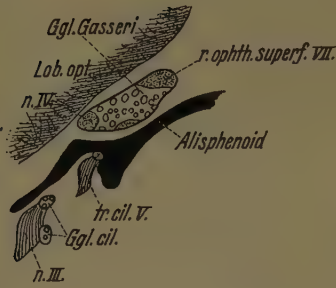


Abb. 4.

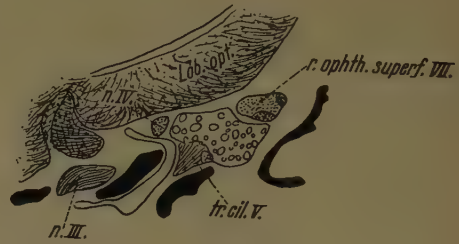


Abb. 5.



Abb. 6.



Abb. 7.



Abb. 8.



Abb. 9.

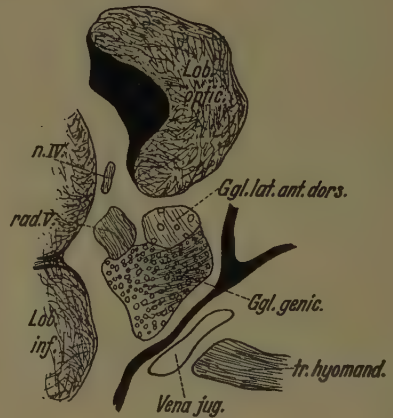


Abb. 10.

Abb. 4–10. Querschnitte durch die Trigemino-Facialisganglien von *Phoxinus laevis*.

Ast bestehen vorwiegend aus feinen Fasern. Nachdem der mittlere den unteren durch einen Zweig verstärkt hat (Abb. 1, 2), trennen sie sich. Der eine wendet sich zum lateralen Rand der Nasenöffnung und versorgt das eine oder andere Hautsinnesorgan, scheint aber, bis zum vorderen Ende der Nasenöffnung laufend, vor allem frei in der Haut zu enden. Der andere gibt vor dem Supraorbitalkanal einen feinfaserigen Ast ab, der den als oberflächlichen Ast des Tr. supraorbitalis beschriebenen Nerv begleitet. Sein Hauptteil begibt sich in die Tiefe, anastomosiert mit einem Ast des Tr. infraorbitalis und endet mit ihm an freien Lateralisorganen, Endknospen und frei in der Haut der Schnauzenspitze.

4. Der *Truncus infraorbitalis*.

Der Tr. infraorbitalis enthält außer den drei Systemen, die auch den Tr. supraorb. zusammensetzen, noch einen motorischen Anteil. Seine Fasern haben also vier Ursprungsorte. Die Lateralisfasern (1.) stammen aus der Lat. ant.-Wurzel. Sie treten aus dem frontalen Teil des oben bei der Facialiswurzel erwähnten Lat. ant. dors.-Ganglions etwas frontal von der Stelle, wo von ihm der R. oticus aufsteigt, in den Stamm ein (Abb. 7). Die sensiblen Facialisfasern (2.) erreichen den Tr. infraorb. in einem Bündel, das auf dem Ganglion geniculi nach vorn zieht, an der Grenze zwischen Ganglion geniculi und Ganglion Gasseri auf der lateralen Fläche des Ganglienkomplexes liegt (Abb. 9, Comm. VII) und sich zum Teil zum Tr. supra-, zum Teil zum Tr. infraorbitalis wendet. An dieser Stelle des Ganglions sind Trigeminus und Facialisfasern so miteinander vermischt, daß man von hier an die unter 2. genannten Fasern und den sensiblen (3.) und motorischen (4.) Trigeminus nicht mehr entwirren und in die Peripherie verfolgen kann.

Der Tr. infraorbitalis enthält den 2. und 3. Ast des Trigeminus (R. mandib. und max. V) und den R. bucc. VII. Der R. bucc. kommt ursprünglich als gesonderter Nerv vor und führt dann sämtliche Lateralisfasern, die für den Infraorbitalkanal bestimmt sind (z. B. *Gadus*, 19). Bei *Phoxinus* existiert er als solcher so wenig wie bei *Menidia*. Seine Fasern verteilen sich in der Peripherie auf die verschiedensten Äste des Tr. infraorbitalis, so daß die Innervation der Seitenorgane dieser Gegend scheinbar durch den Trigeminus erfolgt.

a) Vom Stamm abgehende Äste.

Vom Stamm des Tr. infraorb. zweigt unmittelbar nach seinem Austritt aus dem Schädel nach dorsal vor dem vorderen Hyomandibularrand für den M. dilat. operc. und nach ventral und caudal für den M. lev. arc. palat. je ein Ast ab (Abb. 2). Ein zweiter dünner Ast bleibt dicht am Schädel, läuft zunächst frontalwärts in dem Raum zwischen Schädelwand, M. lev. arc. palat. und M. rectus ext., wendet sich dann zwischen



Abb. 11.



Abb. 12 a.



Abb. 12 b.



Abb. 13.

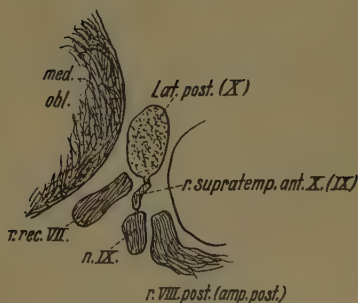


Abb. 14.



Abb. 15.

Abb. 11–15. Wie Abb. 4–10.

diesen beiden Muskeln scharf lateralwärts und teilt sich unter der Haut in zwei feine Äste. Der ventrale von beiden läuft zurück und innerviert das Sinnesorgan 2 des Infraorbitalkanals, der dorsale begibt sich nach

frontal zu Sinnesorgan 1 (Abb. 1). Ein dritter Ast (3) geht etwas tiefer ab und verläuft in der Mitte zwischen M. adductor und levator arc. palat. lateralwärts. Er teilt sich in einen rückläufigen für freie Lateralisorgane bestimmten Zweig und einen, der nach vorn auf der dorsalen Fläche des M. add. mand. zum Kanalorgan 3 läuft und weiter vorn, nach einer Verbindung mit einem weiteren Hautast (5) des Tr. infraorbitalis, die Sinnesorgane 3 und 4 versorgt (Abb. 1). Ein vierter stärkerer Ast (4) innerviert, ventralwärts laufend, den M. adductor mand. (Abb. 2). Der fünfte (5, Abb. 1), noch von dem gemeinsamen Stamm abgehende Nerv zieht nach Anastomosenbildung mit dem obengenannten dritten Ast und dem Ende des R. access. bucc. des Tr. hyomand. zu freien Lateralisorganen, die zwischen Infraorbital- und Mandibularkanal liegen.

Nun teilt sich der Stamm in drei Nerven. Der dünnste von ihnen (6) setzt die Reihe der eben beschriebenen Hautäste fort (Abb. 1, 2). Er enthält vorwiegend dicke Lateralisfasern und innerviert nach einer Anastomose mit einem weiter frontal verlaufenden Nerv des Infraorbitalstammes neben freien Lateralisorganen die Sinnesorgane 6—8.

b) Der Ramus maxillaris V (+ R. bucc. VII).

Aus der Dreiteilung des Tr. infraorbitalis geht ein starker Ast, der R. maxillaris, hervor, der außer dem 2. Trigeminusast auch Teile des R. bucc. VII enthält. In der Mitte der Augenhöhle etwa teilt er sich wiederum in drei Äste. Die beiden lateralen (*a* und *b*) enden teils an freien Hautsinnesorganen, teils an den Kanalorganen 8—10, teils frei in der Haut (Abb. 1). Der mediale (*c*) enthält vorwiegend feine Fasern und gibt einen Ast (*d*) ab, der sich mit dem N. palatinus verbindet (Abb. 2) und Endknospen der Oberlippe innerviert. Weiterhin wird der Ast *c* durch *b* verstärkt und versorgt unter Durchbohrung des Lacrimale freie Lateralisorgane und das Kanalorgan 11 und nach Verbindung mit einem Endast (*f*) des Tr. supraorbit. freie Organe, die vor der Nasenöffnung liegen.

Daß die Durchschneidung des R. max. trig. keinen Einfluß auf Geschmacksdressuren (95) hat, ist nicht weiter verwunderlich, da für Geschmacksknospen der äußeren Haut und der Mundschleimhäute noch zahlreiche andere Nerven zur Verfügung stehen, z. B. der R. palat., der R. mand. V, der R. mand. intern. VII, der R. praetrematicus VII u. a.

Der R. bucc. trigem., den HÜSEMANN (48) für die Cypriniden beschreibt und abbildet, hat wohl nichts mit dem sonst unter diesem Namen bekannten Nerven zu tun, sondern scheint, da von ihm gesagt wird, daß er sich in der Tiefe des M. add. mand. verliere und sich dort in viele feine Zweige auflöse, der motorische Ast des Trigeminus für diesen Muskel zu sein. [Schon STANNIUS gibt an (91), daß bei den Cypriniden der R. bucc. kein selbständiger Nerv ist, sondern, wie das auch für *Phoxinus* gilt, durch einige dünne Äste des R. max. superior repräsentiert wird.] Dagegen könnte in HÜSEMANN'S Beschreibung ein Buccalisast der in der Abbildung als R. infraorb. trig. bezeichnete Nerv sein, wenn er auch nach diesem Autor an die Bindehaut des Auges herantritt.

c) Der *Ramus mandibularis V.*

Der stärkste Ast der Dreiteilung des Tr. infraorb. (R. mandib. V, Abb. 2) wendet sich nach ventral zur medialen Fläche des M. add. mand. Er ist der eigentliche 3. Trigeminusast (R. max. inf., R. mand. V), den wir weiter oben verlassen haben. Er enthält motorische Fasern mit weiten aber dünnen Markscheiden und hauptsächlich feine Fasern. Diese können General cutaneous- oder Communiselemente sein. Es scheint, daß beide vorhanden sind, läßt sich aber nicht entscheiden, wer von beiden die Hauptmasse bildet. Jedenfalls sind die Communisfasern, die der Nerv enthält, hauptsächlich oder gar ausschließlich für die äußere Haut bestimmt. Ein lateraler Ast endet teils frei in der Haut, teils in Endknospen, die oberhalb des Mandibularkanals (Abb. 1), teils in solchen, die auf dem hinteren Abschnitt der Ober- und Unterlippe liegen. Der innere Ast des R. mandib. V zieht nach der medialen Seite des Maxillare und Dentale. Hier bildet er eine Anastomose mit dem R. mand. VII, die den MECKELschen Knorpel lateral umgreift (Abb. 2). Aus dieser Verbindung gehen einige Fasern mit weiten dünnen Markscheiden zum M. protractor hyoidei. Der größere, übrigbleibende Teil von hauptsächlich feinen Fasern verteilt sich nach Innervation des M. intermand. an die zahlreichen Endknospen der ventralen Schnauzenseite. Die Fortsetzung des R. mandib. V empfängt eine Verstärkung vom R. mandib. intern. (Abb. 2), durchbohrt das Dentale und verzweigt sich an Haut und Endknospen der Unterlippe.

5. Der *Nervus palatinus.*

Vom Ganglion geniculi geht caudal vom Facialisaustritt aus dem ventralen Teil der N. palatinus des Facialis ab (Abb. 3). Durch eine eigene Öffnung im Prooticum tritt er in den Augenmuskelkanal. Zur Schleimhaut des Munddaches gehen von ihm wenige feine Äste (Abb. 2). Frontal anastomosiert er mit einem Ast des Infraorbitalstammes (s. oben). Er versorgt Schleimhaut und Geschmacksknospen des Gaumens.

Die Austrittsweise dieses Nerven aus dem Ganglion ist bei den verschiedenen Teleostiern verschieden. Bei *Gadus* z. B. tritt er gemeinsam mit dem Facialis aus, bei *Amiurus* löst er sich weit vorn und extracranell vom Infraorbitalstamm, bei *Menidia* ist er ein Ast des R. praetrematicus VII und hat keine Beziehung zum Augenmuskelkanal, obwohl ein solcher entwickelt ist (HERRICK, 39). Seine Bildung aus dem Ganglion geniculi und somit seine Verwandtschaft mit den RR. recurrentes und anderen Communisästen des Facialis ist bereits von STANNIUS erkannt worden.

6. Der *Ramus praetrematicus VII.*

Außer dem R. palatinus gibt der vordere Teil des Ganglion geniculi noch dem R. praetrematicus VII den Ursprung (Abb. 3). Dieser Nerv verläßt den Schädel gemeinsam mit dem Facialis (dem hinteren Stamm

des Tr. hyomand.) und bildet dabei zusammen mit den übrigen für diesen Stamm bestimmten Communisfasern dessen ventralsten Teil (Abb. 11). Er begleitet den Stamm aber nicht, sondern tritt noch an der Schädelwand, medial vom Sympathicus (s. oben) nach abwärts hinter dem caudalen Rand des M. add. arc. palat., dann auf dessen ventraler Fläche nach frontal, kreuzt schließlich die A. efferens der Pseudobranchie ventral und läuft mit diesem Gefäß unmittelbar vor der Pseudobranchie nach lateral. Es läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, ob Fasern in die Gewebe der Pseudobranchie hineingehen. Von diesem Bogen des Nerven gehen mehrere Schleimhautäste aus (Abb. 2). Ein Ast begibt sich, von der lateralen Spitze der Pseudobranchie nach ventral und caudal und innerviert die Schleimhaut auf der Innenseite des Hyomandibulare bis herunter in die Gegend des Hyoids. Ein zweiter Ast geht mit der Mandibulararterie nach lateral und dann nach frontal auf der Innenseite des Metapterygoids, wo er sich an Geschmacksknospen auf einem seitlichen Schleimhautwulst dorsal vom Ceratohyale verteilt. Der dritte Ast läuft am Gaumendach direkt frontalwärts und innerviert hier ebenfalls die Schleimhaut. Der N. praetrematicus VII anastomosiert nirgends mit dem Glossopharyngeus. Eine JAKOBSONSche Anastomose existiert also bei *Phoxinus* nicht.

STANNIUS beschreibt einen R. praetrematicus VII oder einen diesem entsprechenden Nerv nicht. HÜSEMANN hat ihn bei keinem der von ihm untersuchten Cypriniden gefunden. Dagegen ist er bei den Ganoiden mehrfach, zum Teil als R. palat. post. (ALLIS, 7, NORRIS, 70), ebenso von HERRICK (39, 41, 42) für die Teleostier *Menidia*, *Amiurus* und *Gadus* beschrieben worden. Daß dieser Ast der R. praetrematicus des Facialis ist, ergibt sich vor allem aus seiner engen Lagebeziehung zur Pseudobranchie, die auf Grund der Gefäßentwicklung (MAURER, GOODRICH) als eine *mandibulare* Hemibranchie und nicht, wie das früher geschah (z. B. COLE), als ein Kiemenrest des Zungenbeinbogens anzusehen ist. Nach SEWERTZOFF (86) hätten wir im Tr. hyomand. den R. posttrem. VII, und zwar nach ALLIS (7) und NORRIS (69) im R. hyoideus den R. posttrem. posticus, im R. mandib. ext. den R. posttrem. ant. und im R. mandib. int. den R. posttrem. int. der Branchialnerven zu sehen. Der R. posttrem. wäre jedenfalls homolog dem gleichnamigen Ast der Branchialnerven und der R. palatinus bzw. der frontale Ast des R. praetrem. VII homolog dem R. pharyngeus der Branchialnerven. Fälschlicherweise findet man oft den R. mandib. VII als prätre-matischen Ast des Facialis bezeichnet.

7. Der *Truncus hyomandibularis*.

Dieser Nerv wird von zwei getrennt aus dem Schädel austretenden Stämmen gebildet (Abb. 3). Der eigentliche N. facialis ist der weiter caudal gelegene von beiden. Bei seinem Austritt aus dem Ganglion

geniculi nimmt er Lateralisfasern auf, die aus dem oben beschriebenen Lat. ant. ventr.-Ganglion stammen (Abb. 11). [Obwohl der R. acusticus ant. mit seinen Ganglien in unmittelbarer Nähe des hinteren Teiles des Ganglion geniculi und des Lat. ant. ventr.-Ganglions kommt und durch die motorische Facialiswurzel mit diesem Ganglion sogar zusammenhängt, ist eine ähnliche Anastomose, wie sie HERRICK für *Menidia* (39) beschreibt, zwischen der Lat. ant. dors.-Wurzel und dem R. amp. ant. bei *Phoxinus* nicht zu erkennen. STANNIUS bestreitet die Existenz der von älteren Autoren angegebenen Anastomosen zwischen Acusticus und Trigeminus bzw. Facialis.] Die Lateralisfasern bilden zusammen mit dem motorischen Bündel den größeren dorsalen Teil des aus dem Schädel tretenden Facialisstammes (Abb. 11). Der ventrale setzt sich aus den sehr feinen sensiblen (Communis-) Facialisfasern aus dem Ganglion geniculi zusammen, die hier in nächster Nachbarschaft des Sympathicus (s. Tr. ciliaris) liegen.

Der hintere Stamm des Tr. hyomandib. enthält also die motorischen Facialis-, die Lateralis- und die Communisfasern. Der vordere, von STANNIUS als R. communicans n. trig. ad n. facialem bezeichnete Stamm ist bei *Phoxinus* ein kurzer starker Nerv, der seinen Ursprung im Ganglion Gasseri hat (Abb. 3 und 9). Er enthält sensible (general cutaneous) Fasern aus der (wahrscheinlich sekundären) Trigeminuswurzel.

STANNIUS hat den R. communicans bei fast allen Knochenfischen gefunden und ihn nur bei solchen vermißt, bei denen der Facialis keine besondere Austrittsöffnung hat, sondern mit dem Trigeminus zusammen austritt, z. B. Gadiden und *Silurus*. HERRICK (39) beschreibt bei *Menidia* ein kleines extracranielles Ganglion, das zum Ganglion Gasseri gehört und ein Bündel Fasern abgibt, das zurücklaufend zusammen mit einem zweiten, mit dem Tr. infraorbitalis den Schädel verlassenden Bündel zum Tr. hyomandibularis zieht. Diesen Verbindungsästen entspricht der R. communicans. Bei *Scomber* beschreibt ihn ALLIS (4), ohne Näheres über seine Natur zu sagen, während derselbe Autor bei *Lepidotrigla* und *Scorpaena* einen R. communicans, der von dem in diesem Falle von dem übrigen Ganglienkomplex getrennten Trigeminusganglion kommt und durch die Facialisöffnung zum Tr. hyomandib. tritt, als ausschließlich von General cutaneous-Fasern gebildet darstellt und das gleiche von einem entsprechenden Nerv bei *Cottus* hält. In den Fällen, wo der Nerv nicht vorhanden ist, scheint der General cutaneous-Anteil des Tr. hyomandib. ebenfalls immer aus der Trigeminuswurzel zu stammen. Das gilt z. B. für *Amiurus* (42) und *Batrachus* (71). Dagegen zeigen die Ganoiden in diesem Punkte ein abweichendes und wahrscheinlich primäres Verhalten. Hier enthält auch die Facialiswurzel ein General cutaneous-Bündel (KINGSBURY, 55; NORRIS, 70), das bei *Amia* ein besonderes Ganglion bildet. HÜSEMANN erwähnt den R. communicans nicht. Doch ist nach STANNIUS' Angaben und auch nach dem Verhalten bei *Phoxinus* anzunehmen, daß er allen Cypriniden zukommt.

a) *Der R. opercularis profundus VII und der R. ad m. add. mand.*

Ehe der Tr. hyomandib. das Hyomandibulare erreicht, geht dorsal und nach rückwärts gewendet der R. operc. prof. ab, der die MM. add. hyomand. und add. und levator operc. innerviert und mit dem R. operc. X (s. d.) anastomosiert (Abb. 1, 2). Ventral zweigt von der dem R. operc. prof. entsprechenden Stelle ein zweiter motorischer Ast für den M. add. arc. palat. ab (Abb. 2).

Wir haben uns in der Bezeichnung des R. operc. prof. HERRICK angeschlossen, der allerdings zum R. operc. prof. auch den R. ad m. add. arc. palat. rechnet. STANNIUS' R. operc. ist unser R. operc. prof. HÜSEMANNs R. motoricus des Facialis der Cypriniden entspricht nach seiner Abbildung und Beschreibung unserm R. ad m. arc. palat., soll aber den M. add. operc. und add. hyomand. innervieren, während ein „R. operc.“, der, da er sich vom Tr. facialis erst innerhalb des Hyomandibulare trennt, unserm R. operc. superf. entspricht, vor allem für „die Muskeln bestimmt sei, die das obere Stück des Kieferhebeapparats öffnen“. Dieser R. operc. superf. ist nun aber ein rein sensibler Nerv, woraus sich ergibt, daß HÜSEMANN sowohl das Innervationsgebiet seines R. motoricus als auch das des R. operc. nicht richtig erkannt hat.

b) *Der R. opercularis superficialis VII.*

Aus dem im Hyomandibularkanal verlaufenden Tr. hyomandib. tritt caudalwärts der starke R. operc. superf. (HERRICK) und von der frontalen Seite in den Opercularknochen ein (Abb. 1). Zu zwei Dritteln besteht er aus dicken Lateralisfasern, die für freie Lateralisorgane auf dem Operculum bestimmt sind. Die feinen Fasern werden, nach ihrer freien Endigung in der Haut zu urteilen, vorwiegend General cutaneous-Fasern, aber zum Teil auch Communi-selemente sein, da sich in diesem Gebiet in der Haut auch Geschmacksknospen finden. Sein R. operc. superf. sup. anastomosiert mit einem feinen Ästchen des N. operc. X (s. d.).

Sonderbarerweise erwähnt STANNIUS nirgends etwas von diesem bei *Phoxinus* sehr ansehnlichen R. operc. superf. Bei *Amia* fehlt er nach den Angaben von ALLIS und NORRIS. Doch kommen bei *Polyodon* und *Scaphirhynchus* nach NORRIS (70) Opercularnerven aus dem Hyomandibularkanal vor, deren Lateralisnatur und Verteilung auf dem Operculum dafür spricht, daß sie dem R. operc. superf. äquivalent sind, wenn sie sich bei dieser Form auch mehr an den R. operc. prof. anschließen. Bei *Menidia* entspricht er dagegen nach HERRICKs Beschreibung, von dem wir die Benennung des Nerven übernehmen, zweifellos unserem R. operc. superf. VII. Bei *Menidia* innerviert er zunächst zwei Sinnesorgane des oberen Endes des Opercularkanal, der hier mit dem Temporalkanal in Verbindung steht. Er endigt dann teils frei in der Haut, teils an einigen freien Sinnesorganen, die nach

HERRICKS Meinung zum Lateralissystem gehören. Dafür spricht auch die Verteilung des R. operc. superf. bei *Phoxinus*. ALLIS dagegen, der einen entsprechenden Ast bei *Lepidotrigla* fand, ohne aber seine Bestimmung ermitteln zu können, ist von der Lateralisnatur dieser Organe nicht überzeugt. Solche dem R. operc. superf. entsprechende Lateralisäste finden ebenfalls HERRICK bei *Gadus* und COLE und JOHNSTON bei *Pleuronectes*. Auch bei *Batrachus* ist nach CLAPP (17) ein solcher Ast des Tr. hyomandib. (in ihrer Abbildung als d. o. l. bezeichnet) für freie Opercularorgane vorhanden. Bei *Scomber* (4) und *Amiurus* (42) fehlt er. Bei den Cypriniden scheint er auch sonst vorzukommen. So beschreibt BAUDELLOT ihn als R. opercularis beim Karpfen (11). Auch nach der Beschreibung von HÜSEMANN muß man annehmen, daß sein R. operc. VII unser R. operc. superf. ist. Er hält ihn aber irrigerweise für den motorischen R. operc. prof. (R. operc. von STANNIUS).

c) *Der R. buccalis accessorius.*

Vom Tr. hyomandib. löst sich bei seinem Verlauf durch das Hyomandibulare ein längerer Nerv, der R. bucc. access. (Abb. 1), durchbohrt den M. add. mandib. und verläuft unter dessen Fascie weit nach vorn. Er enthält neben feinen auch zahlreiche grobe Fasern und gibt bei seinem Abgang vom Stamm einen sich nach oben und unten gabelnden Ast und auch bei seinem weiteren Verlauf mehrfach ventrale Äste für Haut, freie Lateralisorgane und Endknospen in dem Gebiet zwischen Infraorbital- und Operculomandibularkanal ab. Da auch Fasern von ihm bis zu Endknospen verfolgt werden können und sich viele ohne sichtbare Endorgane in der Haut verteilen, sind seine feinen Fasern auf Communis- und General cutaneous-Elemente zurückzuführen. Er verbindet sich unter dem Infraorbitalkanal in einer bereits oben erwähnten Anastomose mit einem Hautast des Tr. infraorb.

Einen Nerven von ganz entsprechendem Verlauf beschreibt COLE bei *Gadus* (18) (in dieser Arbeit als H⁷ bezeichnet). Auch dieser Nerv versorgt „pit organs“, also freie Lateralisorgane in der Nähe des Infraorbital- und Mandibularkanals. COLE hält ihn für entsprechend den von ALLIS bei *Amia* (2) gefundenen Nerven mef. vl. und mef. mel., d. h. den die beiden vertikalen Reihen von Grubenorganen zwischen Infraorbital- und Operculomandibularkanal innervierenden Nerven. Bei *Phoxinus* scheint er aber mehr den von ALLIS als hl. bezeichneten Nerven, der die horizontale pit line innerviert, darzustellen, da dieser eine mehr unsern Nerven entsprechende Abgangsstelle am noch nicht geteilten Tr. hyomandib. besitzt. Bei *Amiurus* ist ein ähnlicher Nerv von HERRICK (42) als cutaneous branch of the R. mandib. ext. VII beschrieben worden. Er enthält ebenfalls vor allen Dingen Lateralis-, aber auch Communis- und General cutaneous-Fasern. Bei *Menidia*, *Scorpaena*, *Trigla* und anderen Teleostiern fehlt er. In STANNIUS' Werk weist nur eine Bemerkung über einen akzessorischen R. bucc. bei *Esox* auf diesen Nerven hin. Er soll zwar zum Infraorbitalkanal treten, ist aber wahrscheinlich derselbe Nerv wie unser N. bucc. acc. HÜSEMANN teilt ganz willkürlich ebenso wie dem Trigeminus auch dem Facialis einen R. bucc. zu, der an dieser Stelle erwähnt werden mag, weil er augenscheinlich der R. bucc. acc. ist, wenn er sich auch nach HÜSEMANN'S Angaben „oralwärts

in der Muskulatur verlieren“ soll. Wir haben bereits in der Literaturübersicht und auch bei der Beschreibung dieses Nerven bei *Phoxinus* erwähnt, daß der R. bucc. facialis der Teleostier immer zum Tr. infraorbitalis gehört und der Lateralnerv für den Infraorbitalkanal ist. Er hat weder mit dem R. bucc. V HÜSEMANNs noch mit dem R. bucc. VII dieses Autors etwas zu tun. Dieselbe irreführende Bezeichnung des R. bucc. accessorius als R. bucc. findet sich auch bei GORONOWITSCH (33).

d) Der *Ramus hyoideus*.

Weiter ventral tritt der Tr. hyomandib. an die laterale Oberfläche des Hyomandibulare und gibt (die Höhe der Abgangsstelle variiert) den R. hyoideus ab, der außer Lateralis-, Communis- und General cutaneous- auch motorische Facialisfasern enthält. Von dem rückwärts gerichteten Abschnitt des R. hyoideus geht ein feiner Hautast über den oberen Rand des Präoperculums hinweg durch den ventralen Teil des M. add. mandib. zu freien Lateralisorganen der Haut und ein weiterer nach Durchbohrung des Präoperculums zu Sinnesorganen 1 und 2 des Operculomandibularkanals und einigen freien Lateralisorganen (Abb. 1). Der Hauptast tritt auf die mediale Seite des Interoperculums, innerviert den hinteren Teil des M. hyoideus und biegt dann in die frontale Richtung um. Außer weiteren Ästen zu diesem Muskel gehen von ihm feine Nerven zwischen den Radii branchiostegi hindurch nach ventral und lateral, die zum Teil frei in der Haut des ventralen äußeren Kiemendeckelrandes, zum Teil in Endknospen enden. Auf seinem Weg nach vorn verläuft er ventral vom Hyoid und schließlich auf der ventralen Fläche des am Ceratohyale inserierenden M. protractor hyoidei (HOLMQUIST) (M. geniohyoideus aut.), in den er an verschiedenen Stellen Fasern sendet. Auch von diesem vorderen Abschnitt gehen einzelne Nervenästchen zu Endknospen in der Nähe der Medianen. Erst weit vorn tritt er in den Muskel ein und verbindet sich in dem gegenüberliegenden Muskel mit einem Ast des R. mandib. V, der den oralen Teil des Muskels innerviert (Abb. 2).

Abgesehen von den in der Mitte vereinigten beiderseitigen MM. hyohyoid. inf. findet sich bei *Phoxinus* im Gegensatz zu den von VETTER untersuchten Cypriniden und an das Verhalten von *Esox* erinnernd, von dem eben erwähnten Muskel abgesondert, ein länglicher, am Epihyale unmittelbar hinter dem medialen Protraktor entspringender Muskel, der sich kurz vor seiner Insertion am Hypohyale mit dem der gegenüberliegenden Seite verbindet und ausschließlich vom R. hyoid. VII innerviert wird.

Der R. hyoideus ist allgemein bei den Teleostiern vorhanden, doch sind die Fasern, die ihn zusammensetzen, nicht überall dieselben. Bei *Menidia* enthält er nur insofern Lateralisfasern, als an seiner Abgangsstelle vom Tr. hyomand. ein Nerv zu einem Organ des Operculomandibularkanals geht. Ebenso fehlen hier, wie auch bei *Gadus* die Communisfasern. Bei *Opsanus* finden sich in dem Nerven nach PANKRATZ (71) außer motorischen und General cutaneous- auch Communisfasern. Gemeinsam für alle Formen ist sein motorischer Anteil, der immer den M. hyohyoides innerviert und ferner sein Verlauf auf der Ventralseite des Hyoids. Daß er auch motorische Fasern für den M. protractor hyoidei führt, trifft nicht in allen Fällen zu. Bei *Menidia* z. B. soll diesen Muskel (Geniohyoideus von HERRICK) ausschließlich

der R. mandib. V innervieren. Ursprünglich ist die doppelte Innervation dieses Constrictorsystems sowohl vom Trigeminus wie vom Facialis, und so finden wir bei vielen Formen jene Anastomose zwischen beiden Nerven innerhalb des Muskels, wie sie auch bei *Phoxinus* vorkommt. Sekundär kann einer der Nerven das Übergewicht bekommen, ohne daß wir nach HOLMQUIST (47) daraus Schlüsse auf die Morphologie dieses Muskels ziehen dürfen. HOLMQUIST meint, daß die Trigeminusinnervation im allgemeinen überwiege. Für *Phoxinus* trifft das jedoch nicht zu.

e) *Der Ramus mandibularis externus VII.*

Der R. mandib. ext. (Abb. 1) enthält vorwiegend dicke Lateralisfasern. Er innerviert die Sinnesorgane 4—8 des Operculomandibularkanals, ferner freie, diesen Kanal begleitende Lateralisorgane und mit einem medialen Ast (i, Abb. 1) solche, die den Kanal nach vorn fortsetzen (Vergleichendes s. R. mand. int.).

f) *Der Ramus mandibularis internus VII.*

Der R. mand. int. enthält ausschließlich sehr feine Fasern und ist für viscerale Schleimhäute und Endknospen der äußeren Haut bestimmt. Unterhalb des MECKELschen Knorpels teilt sich der Nerv in mehrere Äste (Abb. 2) und gibt auch zur Haut der Ventralseite am R. mandib. extern. vorbei Fasern für Endknospen ab. Ein Ast vereinigt sich mit dem R. mandib. V (s. d.) und empfängt von diesem motorische Fasern, so daß sein Querschnitt nunmehr auch dicke Fasern aufweist, die sich zum M. protract. hyoid. und weiter nach vorn zum M. intermandib. verfolgen lassen. Die feinen Fasern treten zu den hier im Bereich des M. intermand. sehr zahlreichen Geschmacksknospen der Haut der Ventralseite. Die groben Fasern des M. mandib. ext., der sich hier ventral vom M. intermand. ebenfalls aufteilt, führen zu den dazwischenliegenden freien Lateralisorganen. Doch sind beide Arten dieser dünnen Hautäste hier bereits so vermischt, daß es schwer ist, diese Tatsache für jedes Sinnesorgan sicherzustellen. Nach der Anastomose mit dem R. mandib. V verläuft der R. mandib. intern. VII mit dem Endast dieses Nerven oberhalb des M. intermand. und innerviert nach Abgabe einer weiteren Anastomose an seinen Begleiter zahlreiche Geschmacksknospen der Schleimhaut (Abb. 2).

Nicht bei allen Teleostiern sind R. mandib. intern. und extern. so deutlich voneinander getrennt wie bei *Phoxinus* (z. B. *Menidia*). *Gadus* und *Amiurus* fehlt der R. mandib. intern. sogar vollkommen. Ist er vorhanden, so besteht er aus Communisfasern und verläuft auf der Innenseite des MECKELschen Knorpels (z. B. *Amia*, *Scomber*), während der R. mandib. extern. die Lateralisfasern für den Mandibularkanal führt (z. B. *Menidia*, *Scorpaena*, *Gadus*). Der Nerv, den PANRATZ (71) als R. mandib. int. beschreibt, ist kein reiner R. mandib. intern., da er Lateralisfasern enthält.

Der Einwand, den ALLIS (2 u. 4) gegenüber EWART, POLLARD und STRONG macht, daß nämlich der R. mandib. intern. VII nicht der Chorda tympani entsprechen könne, da er postspiracular liege, und seine und HERRICKS Meinung, daß die Chorda tympani in prätematischen Facialisfasern, die im Trigeminus laufen, zu suchen sei, ist durch die Feststellung der übrigens schon 1885 von FRORIEP (28) erwiesenen *postspiracularen* Natur der Chorda tympani (s. GOODRICH, 32) widerlegt (vgl. auch R. praetr. VII, S. 85). Die Chorda tympani entwickelt sich demnach wahrscheinlich aus dem R. mandib. intern. der Fische.

8. Der *Ramus recurrens VII*.

Das Trigemino-Facialisganglion oder genauer das Ganglion geniculi erreicht sein caudales Ende etwa in einer Ebene, die zwischen den beiden Abducenswurzeln liegt (Abb. 3). Aus diesem Ende geht ein ansehnlicher, intracranial und am weitesten medial von allen Nervenwurzeln nach rückwärts verlaufender Nerv, der R. recurrens VII, hervor. In dem auf der Abbildung dargestellten Fall teilt er sich in zwei Äste, die sich aber weiter nach hinten zu wieder vereinigen. Auf der gegenüberliegenden Seite desselben Individuums ist er ein einziger Nerv. Er zeigt ganz dieselbe Struktur wie der R. palatinus VII und enthält wie dieser ausschließlich sensible Facialisfasern (Communisfasern). Auf seinem Verlauf nach rückwärts liegt er zunächst unter der vorderen Acusticuswurzel am Boden des Schädels, legt sich dann an die ventrale und schließlich unmittelbar an die mediale Seite des R. acusticus post. an, erreicht, zwischen Medulla oblongata und Glossopharyngeus liegend, von unten her die Lateralis post.-Wurzel und tritt an deren Medialseite über die Vaguswurzel hinweg in das Ganglion des N. lateralis, das hier seine frontale Grenze hat, ein (Abb. 3). Kurz vorher gibt er einen dünnen Ast ab, der weiter nach hinten verläuft, sich der medialen Seite der Vaguswurzel anlegt, also unter ihr hindurchgeht und sich mit dem ersten Spino-occipitalnerven verbindet. Zwischen den RR. recurr. beider Seiten finden sich an verschiedenen Stellen feine Queranastomosen.

Über diesen und ihm äquivalente Nerven der Fische herrscht in der Literatur einige Unklarheit, vor allem bezüglich eines ihm analogen R. lateralis access. V oder R. lateralis trigemini. BÜCHNER rechnet unsern R. recurrens VII noch zum Trigeminus, ebenso BAUDELLOT, der die weite Verbreitung dieses Nerven und seine sehr variierende Verlaufsweise beschreibt, und auch STANNIUS bespricht ihn unter der Überschrift „von den RR. recurrentes trigemini et facialis“, obwohl er bereits mit großer Klarheit erkannt hatte, daß dieser Nerv ausschließlich aus den feinen Fasern der 3. Wurzel (d. i. unsere Communiswurzel des Facialis) gebildet wird, die im Lobus impar ihren Ursprung hat. STANNIUS hat auch schon bei jenen Fischen, denen der R. recurrens VII fehlt (z. B. Gobiiden, Siluriden usw.), als Äquivalent des R. recurrens den von ihm als R. lateralis trigemini bezeichneten Nerv gedeutet. Trotz dieser Bezeichnung hat STANNIUS gesehen, daß dieser Nerv ebenfalls aus jener

3. Wurzel entsteht. Wenn wir damit die Ergebnisse späterer Untersuchungen vergleichen, so finden wir STANNIUS' Befunde bestätigt. So fehlt der R. recurrens nach HERRICK bei *Menidia* und wird durch einen Plexus teils aus dem Facialisganglion, teils aus dem Vagus intracraniell aufsteigender Communisäste ersetzt, die sich auf dem Schädel unter der Haut verbinden und als R. lat. access. nach hinten laufen. Diesen Autor findet denselben Nerven bei *Gadus* (41), wo er ebenfalls mit einer Facialis- und einer Vaguswurzel aufsteigt, von denen die des Ganglion geniculi allerdings wesentlich stärker als bei *Menidia* ist und von HERRICK direkt als R. recurrens VII bezeichnet wird (nicht zu verwechseln mit dem R. recurrens der Cypriniden, der ihm nur funktionell entspricht, im übrigen aber einen ganz anderen Verlauf hat). Beide Wurzeln treten vereinigt durch das Parietale nach hinten. Einen ganz ähnlichen R. lateralis access. beschreibt HERRICK bei *Amiurus*, bei dem ein R. recurrens ebenfalls fehlt. Hier steigt er als starker Communisnerv aus dem Ganglion geniculi auf und durchbohrt weiter hinten das Supraoccipitale. HERRICK schließt sich, im Gegensatz zu HALLER (35) und COLE (18) in der Beurteilung der fraglichen Nerven der Cypriniden, daß sie nämlich Communisfasern aus dem Ganglion geniculi sind, STANNIUS an, eine Auffassung, die durch die Ergebnisse bei *Phoxinus* nur bestätigt wird. Bei *Tinca* und *Cobitis* fehlt nach STANNIUS auffallenderweise ein R. recurrens. Andererseits hat er einen ausgebildeten R. lat. access. bei allen Cypriniden vermißt. Immerhin ist ein Communisplexus aus aufsteigenden Facialis- und Vagusästen ja auch im Prinzip bei den Cypriniden vorhanden (unser R. cutaneus dors. enthält, wie wir weiter unten sehen werden, wahrscheinlich auch Communisfasern, die mit solchen des R. oticus anastomosieren). Nur ist bei ihnen dieses System, das bei Gadiden und Siluriden zur Entwicklung des starken R. lat. access. geführt hat, zugunsten des R. recurrens VII, der bei diesen Formen die Funktion des erstgenannten übernimmt, zurückgebildet. HERRICK hat in einer Arbeit über den Geschmackssinn der Fische (43, S. 249) eine kurze Beschreibung des R. recurrens bei *Carassius auratus* gegeben. Sie stimmt bezüglich der Herkunft dieses Nerven aus dem Ganglion geniculi und seiner Verbindung mit dem Lateralis vagi mit *Phoxinus* überein. Daß bei *Carassius* der R. recurrens nicht wie bei *Phoxinus* medial, sondern lateral an der Acusticuswurzel vorbeiläuft, wird begreiflich, wenn man die innerhalb der Cypriniden sehr wechselnden Beziehungen des Nerven zum Acusticus (BAUDELLOT, 11) vergleicht. HERRICK erklärt auch als höchstwahrscheinlich, daß sämtliche Geschmacksknospen der äußeren Haut des Rumpfes von diesen mit dem R. recurrens in den N. lateralis X gelangenden Communisfasern innerviert werden. Physiologische Ausschaltungsversuche müssen hier aber erst die nötige Sicherheit schaffen. Über die periphere Bestimmung der mit dem R. recurrens VII in den N. lateralis X gelangenden Fasern bei *Phoxinus laevis*, die wohl dieselbe wie bei *Carassius* sein wird,

sei hier nur soviel gesagt, daß die Vermutung, die auch STANNIUS erörtert, sie würden den R. lateralis mit dessen R. dorsalis wieder verlassen, nicht zutrifft, sondern wir finden sie sowohl in diesem Ast als auch weiter distal im Lateralis wieder. Es ist also nicht richtig, zu sagen, der R. dorsalis vertrete den fehlenden R. lateralis trigemini (PLATE II, S. 84), da der eine fast ausschließlich ein Lateralis-, der andere ein Geschmacksnerv ist; vielmehr wird der fehlende Lateralis trigem. durch den R. recurrens VII vertreten. HÜSEMANN begnügt sich in seiner vergleichend anatomischen Arbeit über die Cranialnerven der Cyprinoiden bezüglich dieses interessanten Nerven mit der rätselhaften Bemerkung, die man wohl auf den R. recurrens beziehen muß, „daß von der hintersten Wurzel des N. facialis ein breiter Ast nach rückwärts verläuft unterhalb des Ganglion N. acustici, der scheinbar eine direkte Verbindung mit der Medulla eingeht“.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß dem R. lateralis access. von *Menidia*, *Amiurus* und *Gadus* und dem R. recurrens VII der Cypriniden die Tatsache gemeinsam ist, daß sie, wenn auch auf verschiedenen Wegen, sensible, und zwar Geschmacksfasern aus dem Ganglion geniculi des Facialis (und in zweiter Linie des Vagus) zum Rumpf führen.

D. Der Nervus lateralis vagi.

I. Die Lateralis posterior-Wurzel.

Der Lateralis posterior (X) hat seine Wurzel am Tuberculum acusticum der Med. oblong. etwas weiter caudal von der Stelle, wo die Wurzel des Later. ant. entspringt, dorsal von der Acusticuswurzel und weit getrennt von den übrigen Wurzeln des Vagus (Abb. 3). Sie verläuft dann dicht über dem N. IX und R. recurrens VII, zwischen Medulla oblongata und Ampulla post. des Labyrinthes hindurch caudalwärts und verbindet sich nach Abgabe des R. supratemp. ant. X (supratemp. IX) mit dem R. recurrens.

Der Glossopharyngeus entspringt von der Medulla oblongata unmittelbar unter der Lateralis post.-Wurzel. Er begleitet sie zunächst ein kurzes Stück nach hinten, und zwar so eng an sie angeschmiegt, daß man ihn makroskopisch nicht von ihr trennen kann. Dann wendet er sich plötzlich ventralwärts und tritt, von der medialen Seite her den R. amp. post. VIII berührend, zwischen diesem und dem R. lagen. VIII kurz vor dem R. supratemp. ant. X in ventraler Richtung aus dem Schädel aus (Abb. 3).

Wie wir in der Literaturübersicht bereits zeigten, haben alle Untersucher von STANNIUS angefangen für die Lage der Wurzel des Lateralis post. wesentlich dasselbe gefunden: daß sie nämlich am Tuberculum acusticum und also am weitesten frontal von allen Vaguswurzeln entspringt. Nur HÜSEMANN (48, S. 22) rechnet den N. later. der Cypriniden zur 2. Vaguswurzel, bleibt aber den Beweis für diese Behauptung schuldig.

II. Die Ganglien und Äste der Lateralis posterior¹ und die aus dem intracraniellen Vagusganglion hervorgehenden Äste.

Dicht vor ihrem Austritt verdickt sich die Lateralis post.-Wurzel zu einem Ganglion, das seinen größten Umfang innerhalb der Vagusöffnung erreicht. Es liegt unmittelbar über dem Vagusganglion (Abb. 3) und hängt mit diesem, wie wir weiter unten sehen werden, zusammen.

1. Der *R. supratemporalis anterior* X (*supratemporalis* IX).

Zwischen der Ursprungsstelle der Lateral. post.-Wurzel und ihrem Ganglion geht unmittelbar hinter dem Glossopharyngeus und lateral am *R. recurrens* VII vorbei nach ventral ein Faserbündel ab. Noch intracraniell schwillt es zu einem kleinen Ganglion an, aus dem ein dünner Nerv, der *R. supratemp. ant. X*, hervorgeht (Abb. 3). Dieser Nerv verläßt den Schädel durch eine besondere, kleine Öffnung, die vor der Vagusöffnung liegt (Abb. 1). Dann wendet er sich auf der Schädelwand frontal- und aufwärts, kreuzt den *R. opercularis* X, durchbohrt die Muskulatur (m. levator arc. branch. extern.), tritt darauf in die Wand des Pteroticums ein, läuft darin ein Stück vorwärts und versorgt schließlich zwei Sinnesorgane des Temporalkanals (Abb. 1) und eine Gruppe freier Lateralisorgane.

Dieser Nerv, von dem STANNIUS nichts erwähnt, ist homolog dem von ALLIS (1) bei *Amia* gefundenen *R. supratemp. IX*, der den Stamm des Glossopharyngeus begleitet, ebenfalls (bei jungen Tieren durch eine besondere Schädelöffnung) von einem vom Glossopharyngeus getrennten Ganglion (als „dorsal branch of the Glossopharyngeus“) zum Temporalkanal aufsteigt, dort ein Kanalorgan und gleichfalls mit einem Hautast eine Reihe freier Sinnesorgane (middle dorsal pit line of head) innerviert. In einer späteren Arbeit (2) sagt ALLIS, daß diese Lateralisfasern von der Wurzel des Lateralis post. zur Wurzel des Glossopharyngeus treten, daß dieser Nerv also eigentlich ein Lateralisast ist. Nach NORRIS (70) kommt er auch *Lepidosteus* und den Chondroganoiden *Polyodon* und

¹ Über den Rumpfteil des *N. lateralis vagi* sei hier nur folgendes gesagt: Caudal vom *R. supratemporalis post.* sondert sich vom *N. lateralis* der *R. dorsalis*. Er steigt aufwärts, gibt dabei für ein oder mehrere Seitenorgane des Rumpfkanaals Äste ab und zieht dann unter der Fascie der Muskulatur nahe der Medianlinie des Rückens nach hinten. Dabei innerviert er, soweit makroskopische Präparate und vital mit Methylenblau gefärbte und unter dem Binokular untersuchte Tiere erkennen lassen, die freien Seitenorgane, die sich jederseits in zwei Reihen (22) am Rücken und vor und neben der Rückenflosse finden. Den Rumpfkanal, dessen Aufteilung in Einzelabschnitte, Weite und Ausdehnung nach hinten großen individuellen Schwankungen unterworfen ist, begleiten ebenfalls in kurzen Querreihen stehende freie Organe, die von denselben Ästen, die in kurzen Abständen vom Seitennerv zur Seitenlinie herunter ziehen, innerviert werden. In der caudalen Hälfte wird er meist ganz von diesen freien Organen abgelöst. Auf der Schwanzflosse stehen sie in drei Längsreihen.

Scaphirhynchus zu. Für die Teleostier ist er von HERRICK (42) bei *Amiurus* beschrieben worden. Er tritt hier zusammen mit dem Glossopharyngeus aus dem Schädel und bildet innerhalb der Austrittsöffnung ein kleines Ganglion, von dem er als R. supratemp. IX zu einem Kanalorgan im Pteroticum und weiter zu zwei als middle pit line bezeichneten freien Organen der Kopfhaut aufsteigt. Es liegen also ganz den Ganoiden entsprechende Verhältnisse vor. Bei anderen Teleostiern wird er dagegen vollkommen vermißt, so bei *Menidia* (39), bei *Opsanus* (71), bei *Gadus* (18), bei den *Scorpaeniden* (6) usw., denn hier, wo der Temporalkanal reduziert ist, fehlt ein diesem Nerv entsprechendes Sinnesorgan, es schließt sich vielmehr an das vom R. oticus, direkt das vom R. supratemp. vagi innervierte Kanalorgan an. Bei Fischen, die keinen R. supratemporalis IX besitzen, deutet die enge Verbundenheit der Lateralis- mit der Glossopharyngeuswurzel darauf hin, daß ein solcher einmal bestanden hat. Dies ist z. B. bei *Gadus* und bei den *Macruriden* der Fall. Das Vorhanden- oder Nichtvorhandensein eines dorsalen Lateralisastes des Glossopharyngeus war eine Zeitlang ein wichtiger Punkt in der Streitfrage um die Metamerie des Lateralissystems. Seit man aber eingesehen hat, daß dieser Nerv seine Lateralisfasern immer aus der Lateraliswurzel erhält, und überhaupt die losen Zusammenhänge des Lateralissystems mit den peripheren Nerven erkannt hat, hat er an Bedeutung verloren.

2. Der Ramus opercularis X.

Aus der Vaguswurzel treten bereits intracraniell Fasern in eine Ganglienmasse ein, die sich auf der dorsalen und ventralen Seite der Lateralis post.-Wurzel entlangzieht (Ganglion jugulare X, Abb. 15). Die Zellen dieses Ganglions sind kleiner und liegen dichter gedrängt als in den Lateralisganglien, nur einzelne große Zellen finden sich zwischen ihnen. Sie heben sich dadurch deutlich von den gleichmäßig großen und isoliert liegenden Lateralisganglienzellen ab. Beim Austritt aus dem Schädel stehen Vagus und Lateralis durch das intracraniale Vagusganglion, aus dem der R. opercularis X und Fasern hervorgehen, die zum Stamm des Vagus ziehen, miteinander in Verbindung.

Der R. opercularis vagi (Abb. 1) läuft unter Abgabe einiger Hautäste und Anastomosen mit dem R. operc. superf. VII und R. operc. prof. VII durch den M. dilat. operc. hindurch zur Innenseite des Operculums.

STANNIUS läßt den R. opercularis vom Stamm des N. lateralis seinen Ursprung nehmen. (Aus diesem Grunde hat ihn NORRIS (70, S. 401) wohl irr tümlicherweise für den R. supratemporalis X gehalten.) Nach BAUDELOT (11) hat der sehr stark variierende Nerv bei verschiedenen Cypriniden eine dreifache Quelle aus Vagus, R. recurrens und N. lateralis. Wenn sich nun auch bei *Phoxinus* mit Sicherheit nicht sagen läßt, ob nicht einige Fasern vom Lateralisstamm in ihn übergehen (denn peripher findet

man einige, die der Dicke nach für Lateralisfasern gehalten werden können) und vielleicht zu ganz vereinzelt Hautsinnesorganen gehen mögen, so entsteht doch bei weitem die Hauptmenge aus dem intracraniellen Vagusganglion. Dieses Ganglion wird als vorwiegend somato-sensorisch (70) bzw. general cutaneous (38), aber vielleicht auch zum Teil für viscero-sensorisch (70) angesehen. NORRIS (70) bezeichnet die aus ihm bei den Ganoiden hervorgehenden Nerven als *R. auricularis X*.

Die bei *Opsanus (Batrachus) tau* von PANKRATZ (71) beschriebenen Verhältnisse sind nicht ohne weiteres zu verstehen. Nach seiner Abb. 9 enthält die eigentliche Vaguswurzel (nicht die Lateralis vagi-Wurzel) Lateralisfasern. Aus diesen Fasern sollen sich dann ein *R. supratemp.* (stv.¹), von dem er ausdrücklich sagt, daß er feinfaserig sei (was also gegen seine Lateralisnatur spricht) und ein *R. operc. X* bilden. Ferner soll dieser *R. stv.*¹, der von CLAPP (17) bei demselben Fisch beschriebene Supratemporalis X sein, der eine Reihe supratemporaler Lateralisorgane innerviert. Nun besteht aber dieser Nerv nach CLAPP hauptsächlich aus „anterior root fibres“, d. h. Lateraliswurzelfasern, und wird von ihr auch entsprechend (Abb. 13) abgebildet. Diese Tatsachen sind also nicht miteinander in Einklang zu bringen. Ebenso wenig ist der *R. opercularis X* von PANKRATZ zu verstehen, der aus jenen Vaguswurzelfasern entsteht, die gleichfalls dem *R. stv.*¹ den Ursprung geben sollen (nicht wie sonst das Jugularganglion), also aus Fasern, die dieser Autor trotz ihrer ungewöhnlichen Herkunft für Lateralisfasern hält. Obwohl er nun sagt, daß Fasern dieses Nerven zu Seitenlinienorganen verfolgt worden seien, hält er ihn für entsprechend den *R. opercularis X* von *Menidia*.

3. Der *Ramus cutaneus dorsalis X*.

Vom vordersten Zipfel des intracraniellen Vagusganglions steigt der *R. cutaneus dors. X* (Abb. 2), der neben zahlreichen feinen auch einige wenige dicke Fasern enthält, auf. Weiter vorn durchbohrt er an mehreren Stellen das Schädeldach. Es ließ sich nicht nachweisen, wo er in der Haut endigte. Da die in ihm enthaltenen dicken Fasern aus der Lateraliswurzel stammen können, ist es nicht ausgeschlossen, daß er ein oder zwei freie Hautsinnesorgane einer Gruppe, die zu den beiden Supratemporalis-ästen des Lateralis vagi gehören, innerviert. Die Hauptmasse seiner Fasern verteilt sich aber in einer Gegend, wo keine Lateralisorgane stehen, wahrscheinlich als freie Hautendigungen. Sein Endast, ein äußerst feiner Nerv, bildet, ehe er den Schädel verläßt, mit einem Ästchen des *R. oticus* eine Anastomose (Abb. 1), doch ließ sich dieses Verhalten nicht in allen Querschnittsserien sicher beurteilen.

Vermutlich kommen in dem Nerven bei *Phoxinus* und wohl auch häufig bei anderen Fischen neben somato-sensorischen (general cutaneous) auch Communisfasern (ALLIS, 6) vor, die wahrscheinlich auch für jene Anastomosenbildung (s. a. STANNIUS' „dorsaler Schädelhöhlenast des Vagus“) mit den aufsteigenden Communisfasern aus dem V-VII-Ganglion verantwortlich zu machen sind, denn bei *Amiurus* z. B., wo der fragliche Nerv nach HERRICK nur aus General cutaneous-Fasern besteht, fehlt eine solche Anastomose vollkommen.

4. Der *R. supratemporalis posterior* X.

Aus dem extracranialen Teil des Lat. X-Ganglions steigt der R. supratemp. post. X auf. Von ihm geht ein zurücklaufender Ast durch das Posttemporale zum Sinnesorgan 1 und 2 des Temporalkanals (Abb. 1). Der Hauptast gibt dann noch einen feinen frontalen Nerv für Sinnesorgan 3 dieses Kanals ab, steigt dann zum Occipitalkanal auf, innerviert dessen einziges Sinnesorgan und endet unter der Haut an freien Lateralisorganen.

Der Nerv enthält bei *Phoxinus* fast ausschließlich Lateralisfasern. Er kommt wohl allen bisher untersuchten Arten zu, führt aber häufig auch andere Fasern. So bei *Menidia* (39) einen wesentlichen Anteil von Communisfasern und bei *Amia* (70) somato-sensorische Fasern, desgleichen bei *Amiurus* und *Opsanus*.

E. Die Kopfseitenorgane und ihre Innervation.

I. Freie Sinnesorgane.

In der Epidermis der Elritze finden sich zwei Arten von freien Sinnesorganen. Die einen entsprechen in ihrem Bau vollkommen den Geschmacksknospen der Mundschleimhaut. Für sie sind (s. MAURER) die oberflächliche Lage in der Epidermis, meist auch eine deutliche Coriumpapille und vor allem stäbchenförmige Sinneszellen, die dieselbe Länge wie die Stützzellen haben, charakteristisch. Soweit wir ihre Innervation untersucht haben, wurde die Beobachtung von HERRICK bestätigt gefunden, daß zu ihnen nur sehr feine Fasern ziehen. Ausnahmslos gilt dies für diejenigen, die innerhalb der Mundhöhle liegen. [Synonyme: becherförmige Organe (LEYDIG), Geschmacksknospen (F. E. SCHULZE), Endknospen (MERKEL, MAURER), taste buds (HERRICK)].

Die zweite Art von Hautsinnesorganen hat im Gegensatz zu den Endknospen das Bestreben in die Tiefe der Epidermis herabzusinken. Ihre Sinneszellen sind nur halb so lang wie die Stützzellen. Nach der Basis zu schwellen sie etwas an. Sie sind aber länglicher als die typischen „Birnzellen“, wie sie z. B. bei *Amiurus* (42) vorkommen. Bei *Menidia*, *Gadus* und *Batrachus* scheinen solche überhaupt nicht nachweisbar zu sein (42). Auffallend ist bei *Phoxinus* (sowohl an Osmium- als auch an Hämatoxylin-Eosinpräparaten) die stark lichtbrechende Substanz, die sich in dem dickeren Ende der Sinneszellen findet. An ihrer breiten Basis schneiden diese Sinnesorgane ohne Coriumpapille mit der Epidermis ab. Sie werden stets von den dicken Lateralisfasern, die auch zu den Kanalorganen ziehen, innerviert. [Synonyme: Nervenbügel (F. E. SCHULZE, MERKEL), Nervenendbügel, Endbügel (MAURER), pit organs (ALLIS, HERRICK).]

Die Verteilung der freien Lateralisorgane, die im einzelnen mannigfache Variationen zeigt und ihre Innervation in der Kopfregion ist folgender-

maßen (Abb. 16): Eine supraorbitale Reihe beginnt mit einer Gruppe, die zwischen dem Vorderende des Temporalkanals und dem Supraorbitalkanal liegt und teils von einem Ästchen des R. oticus, teils in ihrem vorderen Bezirk, mit dem sie sich längs des Supraorbitalkanals nach vorn fortsetzt, von dem ersten Hautast des Tr. supraorbitalis innerviert wird. Ebenfalls vom Tr. supraorbitalis werden die vordersten, den Supraorbitalkanal begleitenden Sinnesorgane innerviert. Weiter findet sich eine pränasale Gruppe, die von einem Ast des Tr. supraorbitalis und einer Vereinigung zweier Endäste des Tr. supraorb. und des R. maxillaris V (d. h. Bucc. VII-Fasern) versorgt wird. Zwischen Nasenöffnung und

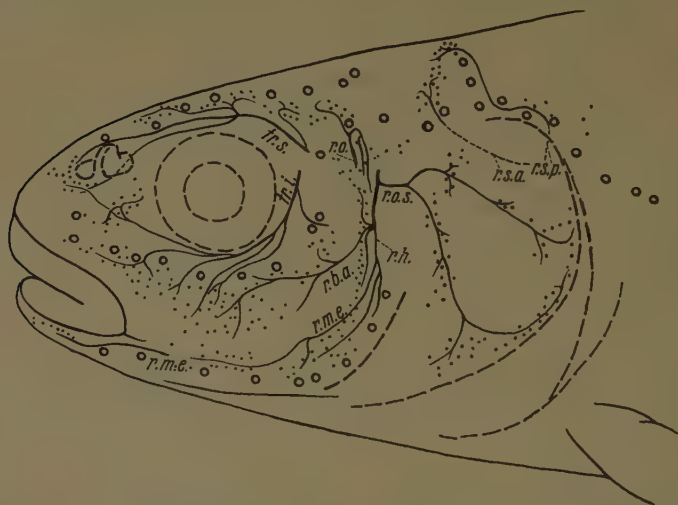


Abb. 16. Die freien Lateralisorgane und dazu gehörigen Nerven des Kopfes von *Phoxinus laevis*. Die Kreise bezeichnen die Kanalporen, die kleinen Punkte die freien Lateralisorgane. *r. b. a.* R. bucc. access. VII. *r. h.* R. hyoideus. *r. m. e.* R. mand. ext. VII. *r. o.* R. oticus. *r. o. s.* R. operc. superf. VII. *r. s. a.* R. supratemp. ant. X (IX). *r. s. p.* R. supratemp. post. X. *tr. s.* Tr. supraorbit. *tr. i.* Tr. infraorbit.

Infraorbitalkanal in der Region des Lacrimale liegt eine Gruppe, die zum Endast *e* des R. maxillaris V gehört. Eine infraorbitale Reihe beginnt in dem Winkel zwischen Temporal und Infraorbitalkanal und wird hier von Ästen des R. oticus innerviert. Weiter nach vorn folgt sie dem Infraorbitalkanal (R. bucc. access. VII und Äste des Tr. infraorbitalis) und verbreitert sich stark nach ventral, um am frontalen Ende des Infraorbitalkanals wieder schmal zu werden. Auch dieser Bezirk gehört zu Hautästen des Tr. infraorbitalis. Aus dem R. oticus-Areal der Infraorbitalreihe geht eine vertikale Linie herunter zum Präopercularwinkel. Sie wird in ihrem oberen Teil vom R. oticus, ihrem mittleren von einem Ast, der an der Wurzel des R. bucc. access. am Tr. hyomandibularis entspringt und im unteren Teil, der den Operculo-Mandibularkanal begleitet, von Haut-

ästen des R. hyoideus innerviert. Dorsal vom horizontalen Abschnitt des Operculo-Mandibularkanals finden sich freie Lateralisorgane über das ganze zwischen diesem Kanal und dem Infraorbitalkanal verteilt. Sie werden teils vom R. bucc. access. VII, teils vom R. mandib. ext. VII und ventralen Hautästen des Tr. infraorbitalis versorgt. Nach vorn setzt sich der Mandibularkanal in eine Reihe freier Lateralisorgane fort, die auf der Ventralseite des Dentale liegen und vom Endast des R. mandib. ext. VII innerviert werden. In dem Winkel, den Temporal- und Occipitalkanal miteinander bilden, läuft in transversaler Richtung über dem Parietale eine breite Reihe bis nahe zur Medianen, wo sich die Reihen beider Seiten treffen. Die median gelegenen Organe dieser Gruppe werden vom Endast des R. supratemp. post. X, die lateralen durch den R. supratemp. ant. X innerviert. Die erste entspricht nach Lage und Innervation der Linie m.l., die zweite der Linie p.l. von *Amia* (ALLIS, 1). Ganz unabhängig von irgendeinem Kanal finden sich freie Lateralisorgane auf dem Operculum verteilt. Eine Gruppe, die vom R. operc. superf. inf. VII innerviert wird, folgt dem Verlauf dieses Nerven zum ventralen und hinteren Opercularrand. Eine zweite liegt ventral vom Temporalrand und wird vom R. operc. superf. sup. VII versorgt. Derselbe Nerv läuft zu den Organen des hinteren Opercularrandes, die den Übergang zur ventralen Gruppe des R. operc. superf. inf. VII bilden. Ganz frei von Lateralisorganen sind Ober- und Unterlippe. Auf ihnen finden sich dagegen massenhaft und ausschließlich Endknospen.

II. Die Seitenkanäle des Kopfes.

Die Kanalorgane liegen in knöchernen Kanälen, die stellenweise mit Deckknochen des Schädels oder anderen Hautknochen verwachsen sind (s. u.), im übrigen aber frei im Corium zwischen den beiden Chromatophorenschichten verlaufen. Die Kopfkanäle haben bei einem 65 mm langen Tier einen Durchmesser von etwa 0,1 mm. Der Rumpfkanal ist enger. Die größte Weite erreicht der Supraorbitalkanal. Die Kanäle öffnen sich, ohne sich dabei zu verzweigen, nach der Haut zu in einfache Poren, die etwas weiter sind als der Kanal. Bei einem 25 mm langen Tier liegen die Seitenorgane noch nicht in Kanälen, sondern frei in der Haut. In der epithelialen Auskleidung der Kanäle finden sich überall kleine Schleimzellen, die denen der Epidermis vollkommen gleichen (bei *Cottus gobio* hat sie BODENSTEIN im Kanalepithel vollkommen vermißt). Das Lumen der Kanäle wird in unseren Präparaten fast überall von Schleim ausgefüllt, der von zahlreichen charakteristischen, runden bis ovalen, abgestoßenen Zellen durchsetzt ist. In der Regel liegt zwischen je zwei Poren ein Sinnesorgan. Die Kanalorgane sind wesentlich flacher und zierlicher als die freien Organe. In den Sinneszellen ist die an den freien Organen so auffallende, lichtbrechende Substanz in viel geringerem Maße oder überhaupt nicht nachzuweisen. Die Kanalorgane werden stets von

den dicken, stark markhaltigen Lateralisfasern innerviert. Die auch in den dünnen, bereits in den Kanälen laufenden Ästchen in geringer Anzahl vorhandenen feineren Fasern sind vielleicht für die Allgemeinsensibilität des Kanalepithels bestimmt.

Die Kopfkanäle stehen nicht, wie es bei vielen anderen Formen, z.B. bei den Cypriniden *Carassius* und zum Teil auch *Moxostoma* (ALLIS, 5), der Fall ist und als typisches und wahrscheinlich primäres Verhalten angesehen werden muß, miteinander in Verbindung. Sie zerfallen vielmehr auch in sich noch in einzelne, voneinander getrennte Abschnitte. Die Lagebeziehung zu den Schädelknochen ist dieselbe wie bei den übrigen Teleostiern (s. ALLIS, 6). Man kann 5 Kanalreihen unterscheiden: 1. Supra- und 2. Infraorbital-, 3. Operculo-Mandibularkanal (Synonyme: Hyomandibular-, Präoperculo-Mandibularkanal), 4. Temporalkanal [dieser wird häufig zum Infraorbitalkanal gerechnet oder als Hauptkanal bezeichnet oder auch gemäß seiner Innervation unterteilt in Postorbital- (R. oticus) und Temporalkanal (R. supratemp. IX) (GOODRICH 1909)], 5. Occipitalkanal (Supratemporalkanal).

Es muß betont werden, daß die Art der Aufleitung der Kanäle in Einzelabschnitte, ihr Zusammenhang mit den Knochen, die Zahl der Sinnesorgane und Poren und demgemäß die Einzelheiten der Innervation nicht unerheblichen individuellen Schwankungen unterworfen sind.

1. Der Supraorbitalkanal.

Die Zahl der Abschnitte des Supraorbitalkanal schwanke bei den verschiedenen Individuen zwischen 2 und 4, die der in ihm liegenden Sinnesorgane zwischen 7 und 8. Der mittlere Teil des Kanals (Abb. 1. Sinnesorgan 2—5) ist mit dem Frontale verwachsen. Mit anderen Kopfkanälen steht der Supraorbitalkanal nicht in Verbindung. Die Innervation erfolgt in dem abgebildeten Fall für Sinnesorgan 1 von einem mit dem R. oticus verbundenen Ast, für Sinnesorgan 2 von demselben Ast oder (auf der anderen Seite desselben Tieres) wie für 3, vom 1. Ast des Tr. supraorbitalis und für die Sinnesorgane 4—8 von dem oberflächlichen Ast des Tr. supraorb. Alle diese Äste stellen Zweige des mit dem 1. Ast des Trigemini verschmolzenen R. ophth. superf. VII dar. In einer anderen Serie sind die Äste für die caudalen Sinnesorgane des Supraorbitalkanal nicht mit dem R. oticus verbunden, sondern steigen getrennt aus dem Ganglion des Lateralis ant. dors. auf (s. R. oticus).

2. Der Infraorbitalkanal.

Die Zahl der Einzelabschnitte variiert zwischen 3 und 8, die der Sinnesorgane zwischen 10 und 12. Im Bereich der Sinnesorgane 1—5 (Abb. 1) ist der Kanal mit den Hautknochen des Infraorbitalringes verwachsen. Die Sinnesorgane 1 und 2 werden von dem 2. Ast des Tr.

infraorb., 3—5 von dessen durch eine Anastomose verbundenen 3. und 5. Ast, 6—10 von weiteren Hautästen und 11 vom Endast des Tr. infraorb. innerviert. Diese Lateralisfasern des Tr. infraorb. kommen aus dem mit dem 2. Trigeminusast untrennbar verschmolzenen, ursprünglichen R. buccalis VII.

3. Der Operculo-Mandibularkanal.

Der Kanal zerfällt in 3—5 Einzelabschnitte und enthält 8—9 Sinnesorgane. Der hinterste, vertikale, den Temporalkanal bei weitem nicht erreichende Abschnitt beginnt auf dem Präoperculum erst etwa in der Höhe des R. hyoideus VII. Er ist mit diesem Knochen im Bereich des Sinnesorgans 1—3 verbunden. Der verhältnismäßig kurze, über dem Articulare und Dentale gelegene mandibulare Abschnitt, der übrigens dem Cypriniden *Moxostoma* ganz fehlt, wird nach vorn in eine Reihe freier Lateralisorgane, die auf der Ventralseite unterhalb der Unterlippe liegen, fortgesetzt.

Sinnesorgan 1 und 2 werden vom R. hyoideus des Facialis, 3—8 von Ästen des R. mandib. ext. VII versorgt.

Der dorsale, im typischen Fall mit dem Temporalkanal verbundene Abschnitt, der z. B. bei *Menidia* vom R. operc. superf. VII versorgt wird, fehlt bei *Phoxinus* und wird hier durch freie Sinnesorgane des dorsalen Teils des Präoperculums repräsentiert, die von diesem Nerven innerviert werden.

4. Der Temporal-(Haupt-)Kanal.

Der in allen untersuchten Fällen einheitliche Temporalkanal enthält 5—7 Sinnesorgane. Sein caudales Ende (Sinnesorgan 1—2) ist im Posttemporale (Suprascapulare) eingeschlossen. Weiter vorn verbindet er sich mit dem Pteroticum. Das frontale Ende liegt dem M. dil. operc. auf. Die Sinnesorgane 1—3 werden vom R. supratemp. post. X, 4 und 5 vom R. supratemp. ant. X (supratemp. IX) und 6 und 7, die beiden vordersten, vom R. oticus innerviert.

5. Der Occipitalkanal (Supratemporalalkanal).

Der Occipitalkanal stellt eine Andeutung der typischerweise vorhandenen occipitalen Quercommissur dar (Supratemporalalkanal von ALLIS). In dem abgebildeten Falle ist er isoliert und liegt auf der Rückenmuskulatur zwischen dem cranialen Ende des Posttemporale (Suprascapulare) und dem Temporalkanal. Ein paroccipitaler (Extrascapulare mediale-)Abschnitt, der Beziehungen zum Parietale hätte, ist nicht vorhanden.

Der Kanal ist gemeinsam mit dem dazugehörigen von anderen Knochen unabhängigen Teil des Temporalkanals als Rest eines Extrascapulare

laterale (Supratemporale) anzusehen. Manchmal ist er mit dem Hauptkanal verbunden. Sein einziges Sinnesorgan wird vom Endast des R. supratemporale post. X innerviert. In einzelnen Fällen findet sich noch medial vom Posttemporale ein ebenfalls vom R. supratemp. post. X innerviertes Röhrchen des Occipitalkanals. Auch dieses ist nicht mit einem Schädelknochen verbunden, sondern zwischen Epidermis und frontalem Rand der Rückenmuskulatur gelegen. Als medialer supratemporaler Abschnitt steht er in seiner Unabhängigkeit vom Parietale in demselben Gegensatz (ALLIS, 5) wie *Moxostoma* zu den übrigen Cypriniden, von denen SAGEMEHL (81) sagt, daß die Supratemporalcommissur stets im Parietale liegt, während sich die Supratemporalia als kleine schuppenähnliche Knochen am hinteren Ende des Pteroticums befänden.

Zusammenfassung.

1. An Hand einer Literaturübersicht wird gezeigt, daß bei allen bisher untersuchten Teleostiern die Kopfseitenorgane von Lateralisfasern innerviert werden, die in der Facialiswurzel zusammenkommen, und daß die sich widersprechenden Angaben über die Innervation homologer Kopfseitenorgane bald durch den Trigeminus, bald durch den Facialis auf einer verschiedenen Bezeichnung gleicher peripherer Nerven beruhen.

2. An dem großen intracranialen Ganglienkomplex lassen sich (1.) die zur dorsalen Wurzel des Facialis gehörenden *Lateralisganglien* (des Lat. ant. dors. für den Lateralisanteil der Trigeminusäste und des Lat. ant. ventr. für den Facialis) unterscheiden und (2.) das *Ganglion Gasseri* das den Fasern der allgemeinen Hautsensibilität der Trigeminusäste und vermittelt eines extracranialen R. communicans auch des Facialis den Ursprung gibt und caudalwärts ohne scharfe Grenze in (3.) das *Ganglion geniculi* des Facialis übergeht. Aus diesem viscerosensiblen Ganglion gehen Fasern für Mundschleimhaut und Geschmacksknospen der Haut hervor, und zwar außer den Facialisästen (R. palatinus, R. praetrematicus VII, R. recurrens VII, Facialisstamm des Tr. hyomandib.) auch solche, die den Trigeminus begleiten.

3. Es wird die Zusammensetzung und periphere Verbreitung der aus dem Ganglienkomplex tretenden Nerven beschrieben. Darunter der prätematische Ast des Facialis und ein R. opercularis superf. VII. Ein R. ophth. prof. existiert nicht; ebenso fehlt eine JAKOBSONSche Anastomose.

4. Von dem mit einer weit getrennt vom Vagus am Tuberc. acustic. entspringenden Wurzel des Lateralis post. (X) sondert sich ein (bei gewissen Fischen als R. supratemp. IX auftretender) Lateralisast, der ein eigenes kleines Ganglion besitzt, der R. supratemporalis ant. X. Vom Ganglion des Lateralis post. steigt ein R. supratemporalis post. X auf.

5. Aus einem intracranialen Ganglion des Vagus geht ein R. cutan. dors. X und ein R. opercularis X hervor.

6. Die Seitenorgane treten zum Teil als freie Hautsinnesorgane auf, zum Teil liegen sie in stellenweise mit Schädelknochen verwachsenen Knochenkanälchen, die in zahlreiche untereinander nicht verbundene Einzelschnitte zerfallen. Der Supraorbitalkanal wird von Ästen des mit dem 1. Trigeminusast verbundenen R. ophth. superf. VII bzw. in seinem caudalen Abschnitt von zwei intracranialen, den R. oticus begleitenden Lateralisästen innerviert; der Infraorbitalkanal, von dem mit dem 2. Trigeminusast untrennbar verschmolzenen R. bucc. VII; der Operculo-Mandibularkanal vom R. hyoideus und R. mand. ext. VII; der Temporalkanal vom R. oticus, R. supratemp. ant. und post. X; der Occipitalkanal vom R. supratemp. post. X. Die freien Organe werden von Ästen, die auch die ihnen topographisch zugehörigen Kanalorgane innervieren, versorgt bzw. von einem R. bucc. access. VII und auf dem Operculum vom R. opercularis superf. VII.

Literaturverzeichnis.

1. Allis jr., E. P.: The anatomy and development of the lateral line system in *Amia calva*. J. of Morph. 2 (1889). — 2. Allis jr., E. P.: The cranial muscles and cranial and first spinal nerves of *Amia calva*. J. of Morph. 12 (1897). — 3. Allis jr., E. P.: The lateral sensory canals of *Polypterus bichir*. Anat. Anz. 17 (1900). — 4. Allis jr., E. P.: The skull and the cranial and first spinal muscles and nerves in *Scomber scomber*. J. of Morph. 18 (1903). — 5. Allis jr., E. P.: The latero-sensory canals and related bones in fishes. Internat. Mschr. Anat. u. Physiol. 21 (1904). — 6. Allis jr., E. P.: The cranial anatomy of the mail-cheeked fishes. Zoologica 22 (1909). — 7. Allis jr., E. P.: The branches of the branchial nerves in fishes with special reference to *Polyodon spathula*. J. of comp. Neur. 32 (1920). — 8. Andreas, A.: Anatomia della Tinca, con referenze ad altre Cyprinidae. Milano 1899. — 9. Ayers, H.: Vertebrate Cephalogenesis II., Contribution to the morphology of the vertebrate ear etc. J. of Morph. 6 (1892). — 10. Bär, C. v.: Über den Seitenkanal des Stöhrs. Arch. Anat. u. Physiol. 11 (1826). — 11. Baudelot, E.: Recherches sur le système nerveux des poissons. Paris 1883. — 12. Bender, O.: Die Schleimhautnerven des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. Studien zur Morphologie des Mittelohrs und der benachbarten Kopfregion der Wirbeltiere. Jena. Denkschr. 7 (1907). — 13. Berkelbach van der Sprenkel, H.: The central relations of the cranial nerves in *Silurus glanis* and *Mormyrus cashive*. J. of comp. Neur. 25 (1915). — 14. Bodenstein, E.: Der Seitenkanal von *Cottus gobio*. Z. Zool. 37 (1882). — 15. Bunker, F. S.: On the structure of the sensory organs of the lateral line of *Amiurus nebulosus*. Anat. Anz. 13 (1897). — 16. Chezar, H. H.: Studies on the lateral line system of Amphibia II. J. of comp. Neur. 50 (1930). — 17. Clapp, Cornelia M.: The lateral line system of *Batrachus tau*. J. of Morph. 15 (1898). — 18. Cole, F. J.: Observations on the structure and morphology of the cranial nerves and lateral sense organs of fishes with special reference to the genus *Gadus*. Trans. Linn. Soc. London, II. s. 7, 5 (1898). — 19. Cole, F. J.: On the cranial nerves and sense organs of fishes. Anat. Anz. 16 (1899). — 20. Collinge, W. E.: On the sensory canal system of fishes, *Teleostei*.

- Subord. A. Physostomi Proc. Zool. Soc. Lond. 1895 II. — 21. Daniel, J. F.: The elasmobranch fishes. California: Berkley 1928. — 22. Dykgraaf, S.: Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane bei Fischen, mit Berücksichtigung der übrigen Hautsinnesorgane. Z. vergl. Physiol. 20 (1934). — 23. Evans, H. M.: A comparative study on the brains in british Cyprinoids in relation to their habits of feeding, with special reference to the anatomy of the medulla oblongata. Proc. roy. Soc. Lond. B 108 (1931). — 24. Ewart, J. C.: The lateral sense organs of elasmobranchs. I. The sensory canals of *Laemargus*. Trans. roy. Soc. Edinburgh 37 (1893). — 25. Fée, F.: Recherches sur le système latéral du nerf pneumogastrique des poissons. Mém. Soc. Sci. natur. Strassbourg 6 (1870). — 26. Frisch, K. v.: Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Arch. ges. Physiol. 138 (1911). — 27. Frisch, K. v. u. H. Stetter: Untersuchungen über den Gehörsinn bei der Elritze. Z. vergl. Physiol. 17 (1932). — 28. Froriep, A.: Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus usw. Arch. f. Anat. 1885. — 29. Froriep, A.: Über das Homologon der Chorda tympani bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz. 2 (1887). — 30. Garman, S.: On the lateral canal system of *Selachia* and *Holocephala*. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College 17 (1888). — 31. Gehuchten, A. van: Contribution à l'étude du système nerveux des Téléostéens. Cellule 10 (1894). — 32. Goodrich, E. S.: Studies on the structure and development of vertebrates. London 1930. — 33. Goronowitsch, N.: Der Trigemino-Facialiskomplex von *Lota vulgaris*. Festschrift Gegenbaur, Bd. 3. 1897. — 34. Guitel, F.: Recherches sur la ligne latérale de la Baudroie (*Lophius piscatorius*). Archives de Zool., II. s. 9 (1891). — 35. Haller, B.: Der Ursprung der Vagusgruppe bei den Teleostiern. Festschrift Gegenbaur, Bd. 3. 1897. — 36. Handrick, K.: Zur Kenntnis des Nervensystems und der Leuchtorgane des *Argyrolepecus hemigymnus*. Bibliotheca Zool. 13 (1901/02). — 37. Heilig, K.: Zur Kenntnis der Seitenorgane von Fischen und Amphibien. Arch. f. Anat. 1912. — 38. Herrick, C. J.: The cranial nerves of bony fishes. J. of comp. Neur. 8 (1898). — 39. Herrick, C. J.: The cranial and first spinal nerves of *Menidia*; a contribution upon the nerv components of bony fishes. J. of comp. Neur. 9 (1899). — 40. Herrick, C. J.: The Trigemino-Facialis ganglionic Complex of *Gadus* and *Ameiurus*. Science (N. Y.) 11 (1900). — 41. Herrick, C. J.: A contribution upon the cranial nerves of the Codfish. J. of comp. Neur. 10 (1900). — 42. Herrick, C. J.: The cranial nerves and cutaneous sense organs of the North american Siluroid fishes. J. of comp. Neur. 11 (1901). — 43. Herrick, C. J.: The organ and sense of taste in fishes. Bull. U.S. fish Commission 22 (1902). — 44. Herrick, C. J.: On the morphological and physiological classification of the cutaneous sense organs of fishes. Amer. Naturalist 37 (1903). — 45. Herrick, C. J.: The central gustatory paths in the brain of bony fishes. J. of comp. Neur. 15 (1905). — 46. Herrick, C. J.: On the centres for taste and touch in the Medulla oblongata of fishes. J. of comp. Neur. 16 (1906). — 47. Holmquist, O.: Studien in der von den NN. trigeminus und facialis innervierten Muskulatur der Knochenfische. Lunds. univ. aarscr., N. F. II 7, Nr 7 (1911). — 48. Hüsemann, O.: Über den Verlauf und die Verteilung der Cranialnerven bei den Cyprinoiden. Diss. phil. Bern 1919. — 49. Hyrtl, J.: Über den Seitenkanal von *Lota*. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I 53 (1866). — 50. Johnston, J. B.: Das Gehirn und die Cranialnerven der Anamnier. Erg. Anat. 11 (1902). — 51. Juge, M.: Recherches sur les nerves cérébraux et la musculature céphalique du *Silurus glanis*. Rev. Suisse de Zool. 6, 1 (1899). — 52. Kappers, A.: The structure of the teleostian and selachian brain. J. of comp. Neur. 16 (1906). — 53. Kappers, A.: Der Geschmack peripher und zentral. Eine Skizze von den phylogenetischen Veränderungen der sensiblen X-, IX- und VII-Fasern. Psychiatr. Bl. (holl.) 1914. — 54. Kappers, A.: Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. Haarlem 1920. — 55. Kingsbury, B. F.: The structure and morphology of the oblongata in fishes. J. of comp. Neur. 7 (1897). — 56. Koh, Ting-Pong: Osteology of *Carassius auratus*. Sci. Rep. Tsing Hua Univ. (B) 1 (1931). — 57. Landaere, F. L.: On

the place of origin and method of distribution of taste buds in *Ameiurus melas*. J. of comp. Neur. 17 (1907). — 58. Landacre, F. L.: The origin of the cranial ganglia in *Ameiurus*. J. of comp. Neur. 20 (1910). — 59. Latimer, H. B.: The lateral line of *Polyodon spathula*. Trans. amer. microsc. Soc. 38 (1919). — 60. Lenhossék, M. v.: Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden 1894. — 61. Lenhossék, M. v.: Die Nervenendigungen in den Endknospen der Mundschleimhaut der Fische. Verh. naturforsch. Ges. Basel 10 (1892). — 62. Leydig, F.: Über die Schleimkanäle der Knochenfische. Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1850. — 63. Leydig, F.: Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. Zool. Jb., Anat. Abt. 8 (1895). — 64. Marshall, A. M.: Segmental value of cranial nerves. J. Anat. a. Physiol. 16 (1882). — 65. Maurer, F.: Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895. — 66. Mayser, P.: Vergleichend anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. Z. Zool. 36 (1881). — 67. McMurich, J.: The myology of *Ameiurus catus* (L.) Gill. Proc. Canad. Inst. Toronto. N. s. 2 (1883/84). — 68. Merkel, F.: Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock 1880. — 69. Norris, H. W.: Branchial nerv homologies. Z. Morph. u. Anthropol. 24 (1924). — 70. Norris, H. W.: Observations upon the peripheral distribution of the cranial nerves of certain ganoid fishes. (*Amia*, *Lepidosteus*, *Polyodon*, *Scaphirhynchus* und *Acipenser*.) J. of comp. Neur. 39 (1925). — 71. Pankratz, D. S.: The cranial-nerv components in the toadfish (*Opsanus tau*). J. of comp. Neur. 50 (1930). — 72. Pfüller, H.: Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane und der Kopfanatomie der Makruriden. Jena. Z. Naturwiss. 52 (1914). — 73. Plate, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre, I und II. Jena 1922. — 74. Pollard, H. B.: The lateral line system of Siluroids. Zool. Jb., Path. Abt. 5 (1892). — 75. Popov, A. M.: Einige Bemerkungen über die Variationen der Seitenlinien bei *Hexagrammus stelleri*. Til. (*Pisces*, *Hexagrammidae*). Zool. Anz. 95 (1931). — 76. Popovici, Z.: Untersuchungen über die Seitenlinien der Knochenfische unter besonderer Berücksichtigung der Ceylonfische der Sammlung Plate. Jena. Z. Naturwiss. 65 (1930). — 77. Retzius, G.: Die Nervenendigungen in den Endknospen bzw. Nervenendhügel der Fische und Amphibien. Biol. Unters. 1892 IV. — 78. Rode, P.: Ligne latérale et nerf latéral. C. r. Soc. Biol. Paris 94, No 14 (1926). — 79. Rode, P.: Recherches sur l'organ sensoriel latéral des téléostéens. Bull. biol. France et Belg. 63 (1929). — 80. Ruge, G.: Über das periphere Gebiet des N. facialis der Wirbeltiere. Festschrift Gegenbaur, Bd. 3. 1897. — 81. Sagemehl, M.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Gegenbaur's Jb. 17 (1891). — 82. Schulze, F. E.: Über die Nervenendigungen in den sogenannten Schleimkanälen der Fische und über entsprechende Organe der durch Kiemen atmenden Amphibien. Arch. Anat. u. Physiol. 1861. — 83. Schulze, F. E.: Über die becherförmigen Organe der Fische. Z. Zool. 1862. — 84. Schulze, F. E.: Über die Sinnesorgane der Seitenlinien bei Fischen und Amphibien. Arch. mikrosk. Anat. 6 (1870). — 85. Schwartz, L.: Über die Entwicklung der Kopfganglien und des Kopfsympathicus bei der Forelle. Folia neurobiol. 11 (1921). — 86. Sewertzoff, A. N.: Die Kiemenbogennerven der Fische. Anat. Anz. 38 (1911). — 87. Solger, B.: Zur Kenntnis der Seitenorgane der Knochenfische. Zbl. med. Wiss. 15 (1877). — 88. Solger, B.: Zweite Mitteilung über die Seitenorgane der Knochenfische. Zbl. med. Wiss. 15 (1877). — 89. Solger, B.: Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. III. Arch. mikrosk. Anat. 18 (1880). — 90. Smith, G. M.: A mechanism of intake and expulsion of coloured fluids by the lateral line canals as seen experimentally in the goldfish (*Carassius auratus*). Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 58 (1930). — 91. Stannius, H.: Das peripherische Nervensystem der Fische, anatomisch und physiologisch untersucht. Rostock 1849. — 92. Stendell: Morphologische Studien an Mormyriden. Verh. dtsh. zool. Ges. Freiburg 1914. — 93. Stieda, L.: Studien über das zentrale Nervensystem der Knochenfische. Z. Zool. 18 (1868). — 94. Stieda, L.: Über die Deutung einzelner Teile des

- Fischgehirns. Z. Zool. 23 (1873). — 95. Strieck, F.: Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn der Elritze (*Phoxinus laevis*). Z. vergl. Physiol. 2 (1925). — 96. Strong, O. S.: The structure and homologies of the cranial nervs of the Amphibia as determined by their peripheral distribution and internal origin. Zool. Anz. 1899, 348. — 97. Torey, T. W.: The relation of taste buds to their nerv fibres. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. 17 (1931). — 98. Vetter, B.: Untersuchung zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische, Teil I. Jena. Z. Naturwiss. 8 (1874). — 99. Vetter, B.: Untersuchung zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische, Teil II. Jena. Z. Naturwiss. 12 (1878). — 100. Wladykov, V.: Das Lateralsystem bei den Salmoniden. Spisy prirod. Fak. Karl-Univ. Prag 57 (1926). — 101. Wallenberg, A.: Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier. Anat. Anz. 31 (1907). — 102. Wijhe, J. W. van: Mesoderm-segmente des Selachierkopfes. Verh. Akad. Wetensch. Amsterd. 22 (1882). — 103. Wilson, H. V. and J. E. Mattocks: The lateral sensory Anlage in the Salmon. Anat. Anz. 13 (1897). — 104. Workmann, J. S.: The opthalmic and eye muscle nervs of the catfish (*Amiurus*). J. of comp. Neur. 10 (1900). — 105. Wright, R. R.: On the skin and cutaneous sense organs of *Amiurus*. Proc. Canadian Inst. Toronto, N. s. 2 (1884). — 106. Wright, R. R.: On the nervous system and sense organs of *Amiurus*. Proc. Canadian Inst. Toronto, N. s. 2 (1884).
-

Soeben erschien:

Kurzes Lehrbuch der anorganischen Chemie

Von

Niels Bjerrum

Professor der Chemie an der Königl. Landwirtschaftl. u. Tierärztl. Hochschule in Kopenhagen

Aus dem Dänischen übersetzt und deutsch herausgegeben

von

Ludwig Ebert

a. o. Professor für Physikal. Chemie
an der Universität Würzburg

Mit 17 Abbildungen. XII, 356 Seiten. 1933. RM 7.50; gebunden RM 8.30

Inhaltsübersicht: Internationale praktische Atomgewichte 1933. — Einleitung. — Atomtheorie. — Die Metalloide. — (Der chemische Vorgang. I. Geschwindigkeit und Gleichgewicht bei der Wasserbildung aus Knallgas). — Die Halogene. — (Der chemische Vorgang. II. Die chemische Reaktionsgeschwindigkeit). — Die Sauerstoffgruppe — (Ein- und mehrbasische Säuren. Molare und normale Lösungen. Ionentheorie). — Die Stickstoffgruppe — (Der chemische Vorgang. III. Gesetze des chemischen Gleichgewichtes). — Die Kohlenstoffgruppe — (Der chemische Vorgang. IV. Thermochemie. Der kolloidale Zustand). — Die Borgruppe. — Die Argongruppe (Edelgase). — Die Leichtmetalle. — Die Alkalimetalle. — Die Calciumgruppe. — (Radioaktivität). — Die Aluminiumgruppe. — (Das periodische System. Der Atombau. Die Spannungsreihe). — Die Schwermetalle. — Die Silbergruppe — (Über Zusammensetzung und Wesen der chemischen Verbindungen). — Die Zinkgruppe — (Die Theorie der Schwefelwasserstoff-Fällung. — Die Zinngruppe. — Die Antimongruppe — (Legierungen). — Die Chromgruppe. — Die Mangangruppe. — Die Eisengruppe — (Oxydations- und Reduktionsmittel). — Sachverzeichnis.

(Die theoretischen Abschnitte sind im Inhaltsverzeichnis eingeklammert.)

Professor Ebert-Würzburg, der mehrere Jahre im Bjerrumschen Laboratorium in Kopenhagen gearbeitet hat, hat sich entschlossen, das in Skandinavien wohlbekannte Buch deutsch herauszugeben, weil es bei beschränktem Umfange in besonders glücklicher Form dem Anfänger diejenigen allgemeinen Dinge nahezubringen vermag, die für ihn von dem ersten Anfang seiner Tätigkeit an notwendig sind. Bei der Ungleichmäßigkeit der Vorbildung, die die Studenten mitbringen, schien auch die von Bjerrum gewählte spezielle Art der Verwebung von Tatsachenbericht und Theorie gut dem nötigen Kompromiß zu entsprechen. Das Bjerrumsche Buch ist aus langjährigen Unterrichtserfahrungen an einem biologisch und medizinisch interessierten Schülerkreis hervorgegangen. Den Angaben über biologische, medizinische und landwirtschaftliche Anwendungen ist besondere Aufmerksamkeit zugewendet worden. Dabei sind die Beispiele auf solche beschränkt, die entweder allgemeine Bedeutung haben oder für die Tätigkeit der Studenten wichtig sind. Neu ist die Behandlung der Säure-Basen-Systeme, die vom Autor erstmalig in die letzte dänische Auflage aufgenommen wurde und die auch für den Anfänger eine Erleichterung und einen begrüßenswerten Fortschritt in der Pädagogik der Chemie bedeuten dürfte.

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

Ergebnisse der Physiologie und experimentellen Pharmakologie.

Begründet von **L. Asher** und **K. Spiro** †.

Herausgegeben von **L. Asher**, Bern, **O. Kraye**, Berlin, **H. Rein**,
Göttingen, **P. Rona**, Berlin.

Soeben erschien der fünfunddreißigste Band. Mit 117 Abbildungen.
V, 1065 Seiten. 1933. RM 124.—

Inhaltsverzeichnis:

- Max von Frey.** Von Professor Dr. H. Rein, Göttingen.
Graham Lusk. Von Professor Dr. E. F. Du Bois.
Olof Hammarsten. Von Professor Dr. T. Thunberg.
Gustav Embden. Von Dr. H. J. Deuticke.
Probleme der Histophysiologie. Von Professor Dr. A. Noll, Jena.
Die chemischen Vorgänge bei der Gewebeskultur. Von Dr. A. Fischer,
Kopenhagen.
Neuere Methoden der organischen Chemie in der Physiologie. Von
Dr. H. Willstaedt, Uppsala.
Die chemische Erforschung der Naturfarbstoffe I. Von Privatdozent
Dr. E. Bergmann, Rehoboth, Palästina.
Zur Biochemie des Testikelhormons. Von Dr. K. Tscherning, Danzig.
Das weibliche Sexualhormon (Follikel- und Brunsthormon). Von
Dr. Inge Störmer und Dr. U. Westphal, Göttingen-Danzig.
Der weibliche Genitalzyklus. Von Dr. Lore Marx, Karlsruhe.
Das Vitamin C. Von Dr. O. Rygh, Oslo.
**Neuere Untersuchungen über die Anwendung von Enzymen zur
Konstitutionsermittlung der Proteine.** Von Dr. K. Linderström-
Lang, Kopenhagen.
Untersuchungen über die chemische Natur der Fermente (ohne die
hämihaltigen Fermente). Von Privatdozent Dr. W. Langenbeck,
Münster i. W.
Hämihaltige Fermente. Von Dr.-Ing. K. Zeile, München.
Vergleichender Fermentstoffwechsel der niederen Tiere. Von Pro-
fessor Dr. P. Krüger, Wien.
**Neuere Ergebnisse der vergleichenden Physiologie der Verdauung
der Säugetiere.** Von Privatdozent Dr. W. Lenkeit, Berlin.
Physiologie der Herztöne. (Ergebnisse der Herzschriftschreibung). Von
Privatdozent Dr. E. Schütz, Berlin.
Recent Advances in the Chemistry of certain Blood Constituents.
By Professor Dr. C. Rimington, Pretoria (South Africa).
The All-or-Nothing Reaction. By Professor Dr. E. D. Adrian, Cambridge.
Zur Lehre vom Elektrotonus. Von Professor Dr. U. Ebbecke, Bonn a. Rh.
**Das Messen auf dem Gebiete der Propriozeption- und der Berüh-
rungsempfindungen.** Von Prof. Dr. Y. Renqvist, Helsinki, Finnland.
Die chemischen Vorgänge bei der Muskelkontraktion. Von Privat-
dozent Dr. E. Lehnartz, Frankfurt a. M.
Permeability in Large Plant Cells and in Models. By Dr. W. J. V.
Osterhout, New York.
Namen- und Sachverzeichnis. — Inhalt der Bände 31—35.

VERLAG VON J. F. BERGMANN IN MÜNCHEN

Hierzu eine Beilage vom Verlag Julius Springer in Berlin.